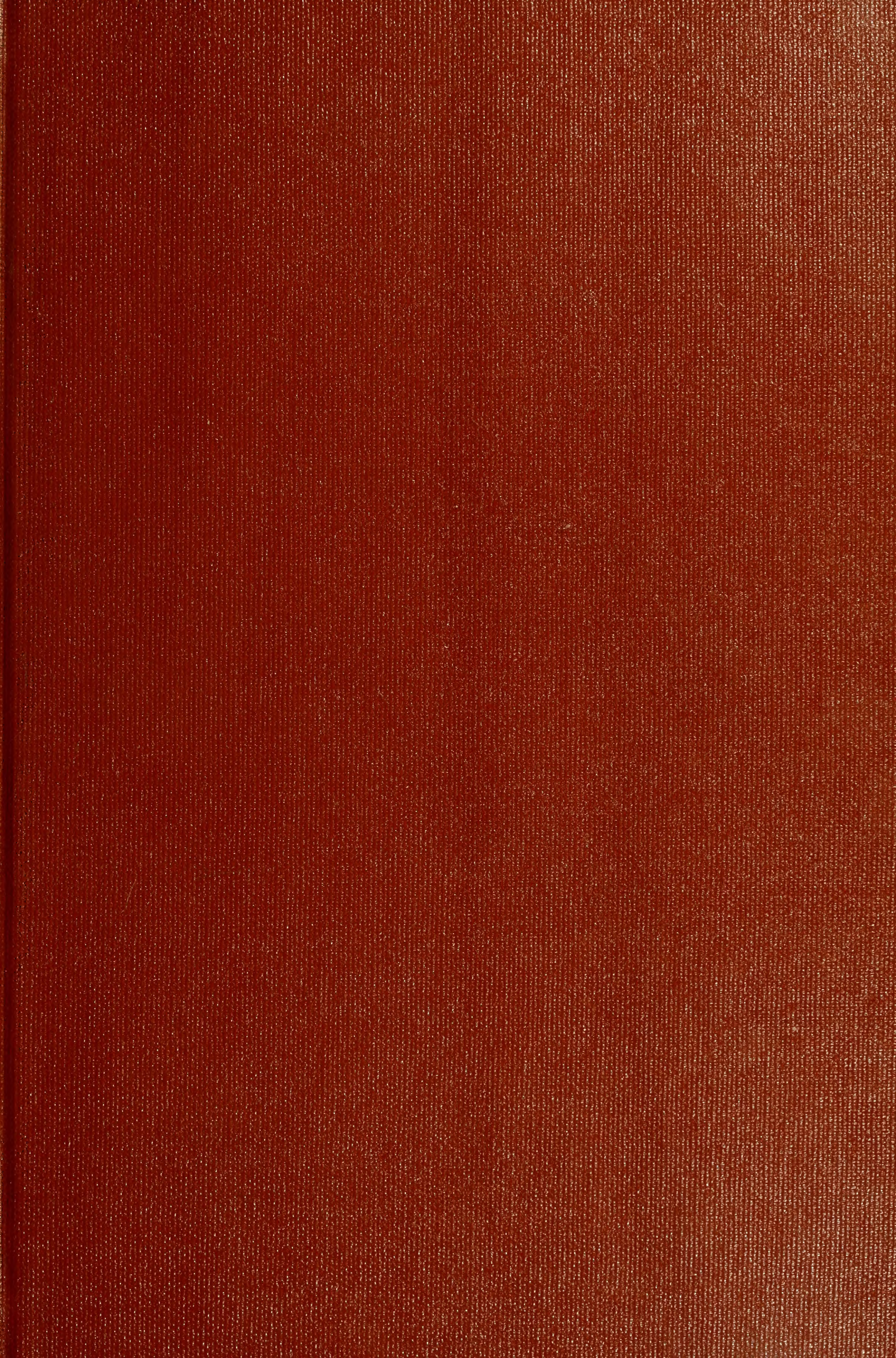


Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Sechsundvierzigster Band.

Mit 38 Tafeln und 28 Figuren im Text.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1895.

Inhalt.

Zur Anatomie und Histologie der Bilharzia haematobia (Cobbold)[1].

Von

Dr. **A. Looss** in Leipzig.

Hierzu Tafel I—III.

Der Bau der Bilharzia haematobia ist schon zu wiederholten Malen Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchung gewesen. Zuerst gab Bilharz, der Entdecker des Wurmes, eine kurze Beschreibung desselben und der Hauptzüge seines inneren Baues[2]). Die Darstellung von Bilharz wurde ohne wesentliche Veränderungen oder Zusätze wiedergegeben von Küchenmeister[3]), dagegen von Leuckart, der eine Anzahl der Bilharz'schen Originalexemplare aus der Sammlung der Universität Halle erworben hatte, in einigen Punkten erweitert und ergänzt[4]). Der Erhaltungszustand des Materiales und ebenso die geringe Vollendung der Untersuchungsmethoden der damaligen Zeit gestatteten freilich noch kein allzu tiefes Eindringen in die Geheimnisse des Baues unseres Parasiten. Kurz nach Leuckart liefert auch Cobbold[5]) eine Beschreibung des Wurmes, die zum Theil zwar auf die eigene Untersuchung

1) Ich habe in dem Folgenden mehrfach Bezug genommen auf meine Arbeit: Recherches sur la Faune parasitaire de l'Egypte, die in den Mémoires de l'Institut égyptien To. III. erscheinen soll und eine Beschreibung der von mir in Egypten beobachteten Parasitenformen enthält. Das Manuskript dieser Arbeit ist bereits Ende des Jahres 1894 abgeschlossen und zum Drucke gegeben worden, welcher letztere aber sich so verzögert hat, dass die gegenwärtige, später geschriebene Arbeit früher erscheint. Damit erklären sich verschiedene, sonst unverständliche Hinweise in ihrem Texte (Zus. während der Correctur).

2) Ein Beitrag zur Helminthographia humana etc. v. Siebold. Zeitschr. f. wissensch. Zool. IV, 1853, pag. 59 ff.

3) Küchenmeister, Die in und an dem Körper des lebenden Menschen vork. Parasiten, Leipzig 1855, pag. 212, Taf. VI, Fig. 1—13.

4) Leuckart, Die menschl. Parasiten etc. 1. Aufl. 1863, pag. 617 ff.

5) Cobbold, Entozoa etc. London 1864, pag. 197 ff.

eines bei einem Affen (Cercopithecus fuliginosus) gefundenen Männchens gegründet ist, aber kaum etwas Neues enthält, sondern wesentlich die Angaben von Bilharz und Leuckart reproducirt.

Der Erste, der wieder einen bedeutsamen Schritt weiter that, war Fritsch, indem er vor allem die inzwischen mehr ausgebildete Schnittmethode seinen Untersuchungen dienstbar machte. Ausserdem war Fritsch durch R. Koch, der 1886 Egypten zur Erforschung der Cholera bereiste, in den Besitz neuen, indess auch nicht vortheilhaft conservirten Materiales gekommen. Die ersten Ergebnisse seiner Untersuchungen legte Fritsch in einer kurzen, vorläufigen Mittheilung nieder [1]); ehe die zugehörige, ausführliche Arbeit erschein [2]), hatte Chatin, der durch Dr. Innes und Dr. Fouquet in Cairo ebenfalls mit Untersuchungsmaterial versehen worden war, die Resultate seiner Beobachtungen in 2 Mittheilungen veröffentlicht [3]).

Dieselben bestätigen in vielen Punkten die Ansichten von Fritsch, bringen daneben aber auch einiges Neue, von dem freilich in der Folge manches als irrig sich erwiesen hat. Kurz darauf giebt auch Blanchard eine Darstellung der Bilharzia-anatomie [4]), aus der nicht mit Sicherheit zu entnehmen ist, ob ihr eigene Untersuchungen zu Grunde liegen. Der Umstand, dass der Verfasser in einigen Punkten von Fritsch und Chatin abweicht, deren Angaben er in der Hauptsache aber bestätigt, dürften zu Gunsten der letzteren Annahme sprechen. Es mag gleich hier erwähnt sein, dass die von Blanchard gegebene Beschreibung der Bilharzia mit nur geringen Aenderungen wörtlich abgedruckt ist in einer jüngst erschienenen Broschüre desselben Verfassers: Les Hématozoaires [5]). Bei

---

1) Fritsch, Zur Anatomie der Bilharzia haematobia Cobbold. Zool. Anzeiger No. 199, 1885, pag. 407—411.

2) Fritsch, Zur Anatomie der Bilharzia haematobia (Cobbold). Archiv f. mikroskop. Anatomie, XXXI, 1888, pag. 192 ff.

3) Chatin, Sur l'anatomie de la Bilharzie. Comptes rendus etc. To. CIV, 1887, pag. 595, und De l'appareil excréteur et des organes génitaux chez la Bilharzie, ibid. pag. 1003.

4) R. Blanchard, Traité de Zoologie médicale. Paris 1889, To. I, pag. 636 ff.

5) Lavéran et Blanchard, Les Hématozoaires de l'homme et des animaux. Bibliothèque médicale fondée par M. Charcot et M.

Gelegenheit der Neubearbeitung seines Parasitenwerkes hat dann Leuckart[1]) die Organisation der Bilharzia nochmals untersucht, nunmehr mit Hülfe der jetzigen, vervollkommneten Untersuchungsmethoden; gleichzeitig standen ihm ausser Exemplaren der Bilharzia haematobia auch Individuen der inzwischen von Sonsino[2]) neu entdeckten Bilharzia crassa zum Ver-

---

Debove, dirigée par M. Debove. Paris 1895, Vol. II, pag. 40 ff. Blanchard ersetzt hier, auf Grund der Prioritätsgesetze, den Namen Bilharzia Cobbold durch den von Weinland vorgeschlagenen: Schistosomum, weil dieser eher veröffentlicht sei, als der Cobbold'sche. Was diese Frage anbelangt, so kann ich über die Richtigkeit der Angabe Blanchard's kein Urtheil fällen, da mir die entscheidende Publication Weinland's (An Essay of the Tapeworms of Man, Cambridge, U. S. 1858) nicht zugänglich ist. Dagegen lese ich in Cobbold, Entozoa, pag. 197: Weinland has expressed to me his willingness to abandon the title Schistosoma in favour of Bilharzia, which he admits has the priority! Demnach scheint mir doch die Prioritätsfrage hier noch nicht vollkommen gelöst; andererseits halte ich aber in unserem Falle den ganzen Streit für überflüssig. Die Gesetze über die Priorität sind doch schliesslich nur deshalb aufgestellt worden, um willkürliche Neubenennungen zu verhüten und Doppelbenennüngen zu vermeiden, nicht aber, um solche zu schaffen. Der Name Bilharzia ist von den Gelehrten aller Nationen adoptirt, jeder weiss, was Bilharzia ist und dass die Bilharziose von der Bilharzia verursacht wird; der Name Schistosomum ist nie eingebürgert gewesen und mancher dürfte noch heute kaum wissen, dass die Bilharzia einmal einige Monate lang Schistosomum geheissen hat. Er hat ferner für die Geschichte der Bilharzia keinerlei Bedeutung und gewinnt erst jetzt eine solche, allerdings zweifelhafter Natur dadurch, dass er an Stelle des allgemein angenommenen bisherigen treten soll. Damit ist aber, nach meiner Auffassung wenigstens, dem eigentlichen Zwecke des Prioritätsgesetzes nicht entsprochen. Denn es liegt doch kaum in seinem Sinne, dass völlig bedeutungslose und halb vergessene Namen ohne Bedürfniss wieder ausgegraben werden und Geltung erhalten sollen, natürlich nur so lange, bis an einer noch unerwarteteren Stelle wieder ein anderer auftaucht, der älter ist und dann folgerichtig an ihre Stelle zu treten hätte. Bei einer solch rein formalen Handhabung des Gesetzes kommt unsere Nomenclatur in absehbarer Zeit nicht zur Ruhe; ich behalte demnach für unseren Wurm den Namen Bilharzia bei.

1) Leuckart, Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Leipzig und Heidelberg, 1893, pag. 468 ff.

2) Sonsino, Intorno ad un nuovo parassita del bue. Rendic. dell' Accad. delle sc. fisiche e math. di Napoli. Maggio 1876.

gleiche zu Gebote. So eröffneten denn auch diese Untersuchungen einen weit tieferen und weit vollkommeneren Einblick in den Bau unseres Thieres, man erfuhr zum ersten Male, dass die Bilharzia, obwohl zweifellos ein typischer Trematode, doch in vieler Hinsicht sehr bemerkenswerthe Abweichungen von dem Baue der verwandten Distomen aufweist. Da aber Leuckart zu seinen Studien auch nur conservirtes Material verwenden konnte, so ist es begreiflich, dass ihm doch noch manche Organisationsverhältnisse subtilerer Art zweifelhaft oder ganz unbekannt blieben. Es ist nun einmal Thatsache, dass die Beschaffenheit von Material und von Untersuchungsmethoden schliesslich dem umsichtigsten Forscher gewisse Grenzen für sein Naturerkennen setzt, die er nicht zu überschreiten vermag, ehe nicht die jeweilig zu Gebote stehenden Hülfsmittel eine Vervollkommnung erfahren. Die früheren Untersucher, speciell unserer Bilharzia, haben zu den Hülfsmitteln ihrer Zeit in demselben Abhängigkeitsverhältniss gestanden, und es wäre ungerecht, heute für ihre Fehler und Irrthümer nur sie selbst und nicht in demselben Maasse auch ihre einfacheren und unvollkommeneren Instrumente und Methoden verantwortlich zu machen. Dagegen bedarf es, wenn man frisches oder wirklich gut conservirtes Material, verbesserte Untersuchungsmethoden und leistungsfähige optische Systeme zur Verfügung hat, oft keiner Anstrengung, um das zu erkennen, was den früheren Beobachtern unklar oder ganz verschlossen blieb. Ich möchte von diesem Gesichtspunkte aus auch die hier mitgetheilten neuen Thatsachen aus der Anatomie und Histologie der Bilharzia betrachtet wissen; wenn es mir gelungen ist, etwas mehr zu sehen, als meine Vorgänger, so hat das vorzugsweise seinen Grund darin, dass ich unter günstigeren Bedingungen arbeiten konnte, als jene.

In der Annahme, dass die Untersuchung lebenden Materiales die Lösung einiger der von Leuckart betreffs der Bilharziaorganisation noch offen gelassenen Fragen gestatten würde, bediente ich mich während meines Aufenthaltes in Egypten hauptsächlich frischen Materiales zum Studium. In dem der Leitung des Herrn Dr. Schiess Bey unterstehenden und prächtig eingerichteten Regierungshospitale zu Alexandrien war ich fast täglich in der Lage, unsere Würmer zu beobachten, musste aber bald einsehen, dass, abgesehen von einigen Kleinigkeiten, auf

dem eingeschlagenen Wege nicht viel zu erreichen war. Indessen hatte ich dabei doch Gelegenheit, einen grossen Theil der von Leuckart über die Organisation der Bilharzia gemachten Angaben in Bezug auf ihre Richtigkeit zu bestätigen [1]). Um so mehr überraschte es mich darum, als in einer ganz neuerdings erschienenen Arbeit über die Bilharzia von Lortet und Vialleton [2]) die Richtigkeit eben dieser Angaben vielfach in Zweifel gezogen und andererseits dafür Dinge behauptet werden, die von vorn herein mancherlei Bedenken wachriefen. Die Bedenken mehrten sich, je weiter ich die Arbeit las, nicht nur betreffs dessen, was die beiden Autoren über die Anatomie der erwachsenen Würmer, sondern auch dessen, was sie über den Bau der freien Embryonen mittheilen. Es sei mir verstattet, betreffs der letzteren hier einige Bemerkungen einzuschalten [3]). Ich hatte bis dahin geglaubt, der Erste gewesen zu sein, der in den Bau des Embryonalkörpers einiges Licht gebracht, und denselben auf den Bau der verwandten Distomenembryonen zurückgeführt hätte. Lortet und Vialleton bedauern nun, dass es mir möglich gewesen sei (l. c. pag. 4) „correcte Zeichnungen und Beschreibungen des Embryos zu veröffentlichen, den sie lange vor mir in seinen kleinsten Einzelheiten studirt, gezeichnet und einer grossen Zahl von Gelehrten in ihren Laboratorien zu Lyon gezeigt hatten“. Wenn dem wirklich so wäre, dann wäre es freilich recht sehr zu bedauern, dass ich ihnen zuvorgekommen, und das um so mehr, als die Herren — sie hatten seit Januar 1893 einen Bilharziakranken in Lyon zu ihrer ständigen Verfügung! — bei nur einigermaassen ernster Absicht doch schon Zeit gefunden haben müssten, ihre neuen Entdeckungen zu veröffentlichen! Mit diesen Entdeckungen scheint es aber doch recht

1) Die wesentlichsten Ergebnisse dieser Studien sind geschildert in meinen: Recherches sur la Faune parasitaire de l'Egypte. Mém. de l'Institut Egyptien. To. III. 1895.

2) Lortet et Vialleton, Etude sur le Bilharzia et la Bilharziose. Annales de l'Université de Lyon. To. IX, Fasc. 1. 1894.

3) Eine kurze Kritik der von Lortet uvd Vialleton über den Bau der Embryonen gemachten Angaben findet sich bereits in den Recherches sur la Faune parasitaire de l'Egypte, l. c. auf welche ich hiermit verweise. Es sind im übrigen auch dort nur die Hauptsachen einer Besprechung unterzogen; auf alle Einzelheiten einzugehen, verboten mir Zeit sowohl wie Raum.

zweifelhaft bestellt gewesen zu sein. Ohne mich hier auf Einzelheiten einzulassen, nehme ich nur Gelegenheit, nochmals, aber entschieden zu betonen, dass man aus der Arbeit der Herren Lortet und Vialleton über den Bau des Bilharzia-embryos, trotz der günstigen Bedingungen, unter denen die Verfasser arbeiten konnten und trotzdem ihnen meine Beschreibung zum Vergleiche zu Gebote stand, nicht den Eindruck gewinnt, als wären sie zu einem auch nur genügenden Verständniss der „kleinsten Einzelheiten" gelangt, wie sie in ihren tönenden Worten glauben machen wollen!

Auch in Bezug auf die Organisation der erwachsenen Bilharzia weichen, wie erwähnt, die Ansichten, zu denen Lortet und Vialleton kommen, vielfach von denen der älteren Autoren ab. Ich habe es mir nun, schon in Verfolg meiner bereits in Alexandrien am lebenden Thiere begonnenen Untersuchungen, angelegen sein lassen, mit Hülfe von Schnittserien durch besondere zum Zwecke des Schneidens conservirte Thiere die Nachuntersuchung fortzusetzen und hier zu einem eigenen Urtheile zu gelangen. Die Resultate, die ich durch Vergleich eines reichlichen Materiales erhielt, sprechen nichts weniger, als zu Gunsten der beiden Autoren, wohl aber bestärken sie mich in dem Urtheil, welches ich mir auf Grund ihrer Beschreibung des Embryos über ihre Arbeit gebildet habe. Ich will, um nicht ungerecht zu erscheinen, gleich hier betonen, dass sie in einigen, wenn auch nur wenigen Punkten im Rechte sind und thatsächlich unsere Kenntniss erweitert haben; trotz alledem aber würde man über ihrer Arbeit als einer nur mittelmässigen Leistung ruhig zur Tagesordnung übergehen, wenn es ihnen nicht beliebte, in der Darstellung einen Ton anzuschlagen, der mit dem Inhalte in schreiendstem Widerspruche steht und damit die Kritik herausfordert. In der Vorrede, welche dem Ganzen voraufgeht, liest man gleich auf pag. 3, dass ihre „monographie anatomique, nous l'espérons, sera sur bien des points infiniment plus exacte que celles qui ont été publiées jusqu'à ce jour"! Dem setzt sich auf pag. 6 würdig der andere Satz an die Seite, dass ihre „magnifiques" planches „sont incontestablement plus exactes que tout ce qui a été publié jusqu'à ce jour sur l'intéressant distome . . ."! Diese selbe Tonart geht durch die gesammte folgende Darstellung hindurch; sie muss bei dem

uneingeweihten Leser ungefähr den Eindruck erwecken, als könne alles über die Bilharzia bisher Geschriebene nur den Werth schwacher Dilettantenarbeit beanspruchen und als seien die Herren Lortet und Vialleton erst die Meister, denen die Wissenschaft die endliche Lösung aller streitigen Fragen verdanke. Eine solche Auffassung wäre indessen durchaus verkehrt; wir werden vielmehr auf den folgenden Seiten Gelegenheit haben, die Arbeit der beiden Herren nach ihrem wahren Werthe kennen zu lernen; es wird sich dabei zeigen, wie wenig Grund sie hatten, ihre eigenen Leistungen allen anderen so weitvoranzustellen.

Ehe ich auf den Gegenstand der Untersuchung selbst eingehe, wird es gut sein, über die Beschaffung und Behandlung des Materiales einige Bemerkungen vorauszuschicken. Die Würmer wurden, wie schon oben betont, speciell für eine spätere histologische Untersuchung auf Schnitten conservirt. Infolge der gütigen und bereitwilligen Unterstützung, deren ich mich von Seiten des Herrn Dr. Schiess Bey allezeit zu erfreuen hatte, kamen die Leichen, in denen Bilharzien mit Wahrscheinlichkeit zu vermuthen waren, möglichst bald, meist 4—8 Stunden nach dem Tode, zur Section. Die Würmer wurden mit Hülfe der „Methode Schiess“ [1]) gewonnen; das Blut der Pfortader wurde mit Hülfe eines Löffels aufgefangen und dann in einem flachen Glasbassin in möglichst dünner Schicht ausgebreitet; vielfach bediente ich mich auch, um es noch durchsichtiger und auch leichter flüssig zu machen, einer Verdünnung desselben mit dem 2—3fachen Volumen physiologischer Kochsalzlösung. Lässt man jetzt die dünne Flüssigkeitsschicht durch langsame Neigung des Tellers von einer Seite auf die andere fliessen, dann bemerkt man gegen einen dunklen Hintergrund die Würmer und auch die Weibchen unschwer als weisse Fädchen. Die auf solche Weise gewonnenen Thiere wurden dann in Salzlösung möglichst rein abgespült und sofort conservirt. Zu letzterem Zwecke wandte ich in allen Fällen eine Lösung von ca. 1% Sublimat in 70% Alkohol an; die Lösung wurde vor

1) Koch und Gaffky, Bericht über die Thätigkeit der zur Erforschung der Cholera im Jahre 1883 nach Epypten und Indien entsandten Commission. Arbt. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt Berlin 1887. Anl. VI, pag. 74.

dem Gebrauche auf 50—60° C. erwärmt. Um nun das lästige und für die Erzielung guter Schnitte so hinderliche Einrollen oder Verkrümmen der Thiere zu verhindern, brachte ich dieselben in ein wenig Kochsalzlösung auf einen Objectträger, zog dann mit etwas Fliesspapier die Flüssigkeit in der Umgebung des Wurmes bis auf einen kleinen Rest ab und suchte das Thier nun mit Hülfe feiner Pinsel gerade zu strecken. War das gelungen, dann wurde der Rest der Salzlösung entfernt und mit Hülfe eines grösseren Pinsels jetzt ein Tropfen der heissen Alkohol-Sublimatlösung aufgetragen. Die Abtödtung erfolgt sofort und die Würmer blieben dabei meist auch gestreckt. Wollte das letztere nicht ganz gelingen, dann wurden unmittelbar nach dem Auftropfen mit 2 feinen Pinseln Vorder- und Hinterende so lange festgehalten, bis völlige Durchtränkung der Gewebe und damit bleibende Streckung der Thiere eingetreten war. Hat man dabei noch Acht darauf, dass bei der Ausbreitung des Körpers keine Torsionen erhalten bleiben, die besonders bei den Männchen sehr beliebt sind und sich schwer ganz vermeiden lassen, dann gewinnt man Objecte, die vollständige und regelmässige Schnittserien nach allen 3 Richtungen des Raumes mit Leichtigkeit anzufertigen gestatten. Nach der Conservirung wurden die Würmer in reinen Alkohol 70% überführt, dem zur Entfernung jedweden Sublimatrestes ein Tröpfchen Jodtinctur zugefügt war. Diese Objecte gaben bei der weiteren Behandlung zum Schneiden, die auf die gewöhnliche Weise erfolgt, ganz hübsche Präparate. In der Schnittdicke unter 0,005 mm herabzugehen, hat keinen Zweck; am besten ist eine solche von 0,0075 mm; als bestes Färbungsmittel erwies sich Haematoxylin.

Bei der nun folgenden Darstellung des an jenen Präparaten Beobachteten halte ich es der leichteren Uebersichtlichkeit wegen für zweckmässig, bei jedem Organsystem erst eine kurze Wiederholung dessen vorangehen zu lassen, was die früheren Beobachter über den Bau des betreffenden Organes bereits gesehen und in ihren Arbeiten beschrieben haben. Der Leser wird sich dann leicht ein Gesammtbild von dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse entwerfen können.

Grösse und Körperform.

Die Grösse der beiden Geschlechter wird von den einzelnen Beobachtern ziemlich verschieden angegeben, besonders die des Männchens. Bilharz setzt sie (l. c. pag. 62) auf 3—4 Linien (=ca. 8 mm) fest, und zwar sollen diese Maasse augenscheinlich für beide Geschlechter Geltung haben, da auch auf der von ihm gegebenen Abbildung das Weibchen kaum länger ist als das Männchen (l. c. Taf. V, Fig. 11). Leuckart schreibt dagegen dem letzteren eine Länge von 12—14, dem Weibchen eine solche von 16—19 mm zu. Fritsch fand unzweifelhaft schon reife Männchen von nur 4 mm, Weibchen von nur 8 mm Länge, dagegen auch solche, welche ungefähr die von Leuckart angegebenen Grössenverhältnisse aufwiesen. Er kommt daraufhin bereits zu dem ganz richtigen Schlusse, dass die Schwankungen der Körpergrösse für die Reife nicht wesentlich sind (l. c. pag. 199). Von den noch folgenden Beobachtern werden Maasse, welche nach einer von beiden Seiten über die bis hierher bekannt gewordenen Grenzen hinausgehen, nicht angegeben.

Meine eigenen Erfahrungen bieten in dieser Hinsicht auch nichts Neues; ich fand sehr kleine Männchen von kaum 4 mm Länge, die aber in allen sonstigen Einzelheiten mit den grösseren übereinstimmten, auch bereits wohl entwickelte Genitalien besassen. Die grösseren Exemplare lassen sich künstlich bis auf 16 mm ausdehnen, werden dabei aber unter gleichzeitiger Verkürzung der Seitenlappen entsprechend dünner; bringt man sie noch lebend in dünnen Alkohol oder andere, langsamer wirkende Conversirungsflüssigkeiten, dann ziehen sie sich unter der bekannten Einrollung ziemlich stark zusammen. Die Dickenverhältnisse des Körpers hängen natürlich wesentlich von der Längenstreckung der Thiere ab. Am Kopfende, welches von dem vordern Saugnapfe eingenommen wird, beträgt der Querdurchmesser überall 0,23 bis 0,25 mm bei 0,17 mm Dicke; derselbe steigt dann gegen den Bauchsaugnapf hin allmählich bis auf 0,4, wobei die Dicke sich nicht wesentlich vermehrt. Hinter dem Bauchsaugnapfe, wo die bisherigen Grössenverhältnisse zunächst meist noch kurze Strecke unverändert gewahrt bleiben, erheben sich dann ziemlich unvermittelt die Seitenlappen; der Querdurch-

messer des Körpers steigt dann bis auf ca. 1 mm, wobei die Dicke ebenso schnell auf 0,12 bis höchstens 0,14 mm herabsinkt. Aeusserlich sind diese Verhältnisse freilich nicht sichtbar wegen der Einrollung der Seitenränder, die den Körper nur 0,4 bis 0,5 mm dick, aber auch fast drehrund erscheinen lassen. Unmittelbar vor dem Ende hat derselbe noch eine Breite von 0,18 mm und eine Dicke von 0,07 mm; wenn das Schwanzende etwas länger ausgezogen ist, erscheint es auf dem Querschnitte fast kreisrund.

Der Mundsaugnapf bildet, wie schon gesagt, die vordere Endigung des Körpers und hat am Grunde einen Querdurchmesser von 0,2 mm bei 0,14 mm Dicke; nach vorn erweitert er sich trichterförmig, seine dorsale Lippe hat eine Länge von 0,21 mm. Der Bauchsaugnapf sitzt stets eine Strecke vor dem Beginne der Seitenlappen und ist, was von keinem der bisherigen Beobachter angegeben wird, kurz, aber deutlich gestielt und kann in diesen Stiel zurückgezogen werden. Sein Durchmesser beträgt 0,28 mm, er ist also um ein Weniges grösser, als der vordere. Die Entfernung seines Centrums von dem Hinterende des Mundsaugnapfes wechselt sehr mit den Contractionsverhältnissen des Vorderleibes. Leuckart giebt (Paras. II. Aufl. pag. 468) als Maximum 0,6 mm an; ich habe diese Entfernung in der Mehrzahl der Fälle ebenfalls constatirt, sie aber in anderen bis auf 1,1 mm steigen sehen. Im übrigen stimmen aber die hier angeführten Maassverhältnisse fast ganz mit den von Leuckart zuletzt gegebenen überein.

Es ist, speciell von Leuckart, die Frage aufgeworfen worden, wie man sich die Entstehung des so eigenthümlich rinnenförmig gebildeten Hinterleibes des Männchens zu denken habe. Während er früher der Ansicht war (Paras. I. Aufl. pag. 620), dass die Bauchrinne durch blosse Einrollung eines sehr flach gewordenen Leibes zu stande komme, neigt er neuerdings der Ansicht zu (Paras. II. Aufl. pag. 478), dass diese Auffassung durch das Verhalten der Bauchrinne selbst nicht genügend begründet sei. Ich möchte nun, auf Grund von Thatsachen, die wir bei Besprechung des Hautmuskelschlauches kennen lernen werden, doch für die zuerst geäusserte Ansicht plaidiren. Es scheint mir ganz unzweifelhaft, dass wir in dem Hinterleibe des Bilharzia-Männchens mit seinem canalis gynaecophorus nichts

anderes, denn einen stark verbreiterten und nach der Ventralseite eingerollten Körpertheil zu erblicken haben. Die innere Oberfläche des Canalis würde demnach der Bauchfläche, die äussere Oberfläche des Körpers dem Rücken entsprechen. Analoga zu einem solchen Verhalten dürften z. B. einige Amphistomiden darstellen; so u. a. das Genus Homalogaster, welches nach Poirier[1]) durch einen verbreiterten und ventralwärts mit Saugnäpfchen besetzten Hinterleib sich auszeichnet, ferner Gastrodiscus, bei dem ganz ähnliche Verhältnisse herrschen, nur dass hier der verbreiterte Hinterleib schon die Fähigkeit besitzt, sich löffelförmig nach der Bauchseite einzukrümmen. Bei Bilharzia ist diese Fähigkeit zum stehenden Charakter geworden, der mit der Lebensweise und den eigenthümlichen Geschlechtsverhältnissen der Thiere in directestem Zusammenhange steht.

Die Grösse des Weibchens geht bis zu 20 mm, übertrifft also stets diejenige des Männchens um ein bedeutendes; das kleinste Weibchen, das ich beobachtete, maass ca. 8 mm und zwar war es hier ganz augenfällig der Hinterkörper, der bedeutend verkürzt erschien. Während bei den grossen, reifen Weibchen die Schalendrüse eine ganze Strecke vor dem Ovarium sich findet, und der nur noch den unpaaren Darm und die Dotterstöcke beherbergende Hinterkörper gewöhnlich mehr als 2 Drittel der Körperlänge einnimmt, lagen bei dem in Rede stehenden Individuum Schalendrüse und Ovarium fast unmittelbar hintereinander und der Hinterkörper maass kaum $^1/_3$ der Gesammtlänge. Dieses Weibchen war im übrigen entschieden noch nicht geschlechtsreif; ich habe seine hintere Hälfte auf Taf. XI Fig. 109 meiner Recherches sur la Faune parasitaire de l'Egypte abgebildet. Die Dickenverhältnisse des Körpers habe ich so gefunden, wie sie von Leuckart in der I. Auflage des Parasitenwerkes angegeben werden; an der Leibesspitze treffen wir eine Breite von 0,06—0,07 mm, bei einer Dicke von nur 0,04 mm. Beide Dimensionen nehmen dann zu; auf der Höhe des Ovariums wird der sonst stets querelliptische Querschnitt rund, oder selbst ein wenig längsoval (0,11 : 0,12 mm Durchm.), in Folge der besonderen Dicke des Ovariums; weiter hinten erfolgt aber

1) Description d'helminthes nouveaux du Palonia frontalis. Bullet. de la Soc. philomath. 7. Ser. To. VII. Paris 1883. pag. 73. Pl. II.

wieder eine Abflachung dadurch, dass die Breite grösser wird als die Höhe. Am Beginne der Dotterstöcke hat der Körper dann 0,28 mm Breite gegen 0,21 mm Höhe; diese Maasse bleiben ungefähr dieselben bis an das Schwanzende, das sich ziemlich plötzlich verjüngt und abgerundet endet. In der zweiten Auflage der Parasiten gibt dagegen Leuckart die Breite des Hinterleibes als nicht über 0,2 mm hinausgehend an, was ich für ganz erwachsene Weibchen als entschieden zu niedrig finde. Dass der Vorderleib in der Quere 0,86 mm messen soll, ist wohl nur Druckfehler und steht für 0,086 mm.

Betreffs der Grösse der Saugnäpfe und ihres gegenseitigen Abstandes weichen meine Beobachtungen ebenfalls etwas von denen der früheren Beobachter ab. In der erstern Auflage seines Parasitenwerkes gibt Leuckart für beide Saugnäpfe einen Durchmesser von 0,08 mm an, die Länge des Vorderkörpers beträgt 0,22 mm. Fritsch (l. c. pag. 200) misst die Saugnäpfe ebenfalls zu 0,08 mm, die Länge des Vorderleibes zu 0,225—0,35 mm. Neuerdings (Paras. II. Aufl. pag. 469) gibt Leuckart dagegen die Saugnäpfe als vorn 0,04 mm, hinten 0,06 mm messend an, der Vorderkörper soll 0,3 mm messen. Ich finde nun zunächst bei allen meinen Individuen den Mundnapf etwas grösser als den, wie beim Männchen kurz aber deutlich gestielten Bauchnapf, nämlich ersteren 0,07 mm, letzteren 0,059 mm in der Breite und 0,042 mm in der Länge messend. Die Länge des Vorderleibes sah ich nie über 0,2 mm hinausgehend, doch kann das leicht nur Zufall sein.

Fritsch legt in seiner Beschreibung des weiblichen Körpers besonders Gewicht auf die Verschiedenheiten, die sein Querschnitt in den verschiedenen Regionen darbiete. Leuckart hat schon für die Bilharzia crassa (l. c. pag. 503 Anm.) darauf hingewiesen, dass wir es hier nicht mit thatsächlichen Verhältnissen, sondern mit Schrumpfungserscheinungen zu thun haben. Ich kann diese Auffassung für die Bilharzia haematobia mit gutem Gewissen unterschreiben; an dem Körper des lebenden Thieres vor allem sieht man keine Spur der in Rede stehenden Verschiedenheiten auftreten, während allerdings selbst bei sorgfältiger Conservirung an dem zarten Vorderkörper besonders Deformirungen leicht auftreten können. Nur auf der Bauchseite des Hinterleibes, d. h. von der Vereinigung der

Darmschenkel an, habe ich eine ganz seichte Einsenkung oder richtiger Abflachung sehr regelmässig auftreten sehen. Selbst wenn hier aber eine wirklich normale Eigenthümlichkeit vorliegen sollte, so dürfte man dieselbe doch kaum der Bauchrinne des Männchens, also dem Canalis gynaecophorus homolog setzen können, wie dies Fritsch thut (l. c. pag. 205).

Ich nehme hier gleich noch Gelegenheit, mit etlichen Worten auf die gegenseitige Lagerung der copulirten Individuen einzugehen. Es ist mir schon an Ort und Stelle aufgefallen, dass die Zahl der gefundenen Männchen stets eine bedeutend grössere war, als die der Weibchen, so sorgfältig ich auch das der Leiche entnommene Blut durchmusterte. In einigen Fällen fand ich sogar nur Männchen, kein einziges Weibchen, und verhältnissmässig recht selten copulirte Individuen. Ich verzichte hier darauf, meine Vermuthungen auszusprechen, wie dieses Factum zu erklären sei. Bei den in Copulation gefundenen Pärchen lag nun das Weibchen in der verschiedensten Weise; das einzige, ziemlich constante Verhältniss war das, dass es mit seinem Vordertheile stets nur wenig aus dem Canalis gynaecophorus hervorragte und niemals so weit, dass es, ausgestreckt, mit seinem Vorderende das des Männchens überragt hätte[1]). An dem vorderen Ausgange des canalis gynaecophorus wird das Weibchen ausserdem ganz augenfällig am intensivsten festgehalten; ich fand Pärchen, wo es, unter Beibehaltung der Lagebeziehungen der Vorderenden, nur hier noch mit dem Männchen zusammenhing, während sein ganzer übriger Hinterleib frei nach aussen hervorhing. Diese Beobachtungen an den frischen, eben ihrem natürlichen Wohnsitze entnommenen Parasiten dürften nun umsomehr für eine principielle Bedeutung gerade dieser Lagerung sprechen, als in der Nachbarschaft der betreffenden Verbindungsstelle die beiderseitigen Genitalöffnungen gelegen sind. Ausserdem aber stimmen sie in der besten Weise mit den Erfahrungen überein, die Leuckart (l. c. 2. Aufl. pag. 504) an copulirten Pärchen der Bilharzia crassa gemacht hat. Während die Hauptmasse des weiblichen Körpers in Bezug auf ihre Lage zum Männchen keinerlei Gesetzmässigkeit erkennen lässt, sind die Vorderenden

1) Vergl. hierzu die von mir Recherches sur la Faune parasitaire Pl. XI, Fig. 107 gegebene Abbildung.

immer entsprechend orientirt und auch nicht allzu weit von einander entfernt. Dem gegenüber schreibt Fritsch bekanntlich der von ihm abgebildeten Lagerung (l. c. Taf. XI Fig. 1), wo das Weibchen weit aus dem Canalis gynaecophorus hervorragt und nur da, wo sein Ovarium liegt, noch mit dem Männchen zusammenhängt, eine principielle Bedeutung zu. Unterstützt wurde diese Meinung wesentlich mit durch die damals noch bestehende Unsicherheit betreffs der Existenz eines Laurer'schen Canales. Weder Chatin noch Fritsch war es gelungen, seiner mit Sicherheit ansichtig zu werden, wogegen aber auch sein Fehlen von ihnen nicht direct als erwiesen betrachtet wurde. Neuerdings hat auch Leuckart keine Spur von ihm entdecken können, ebenso Lortet und Vialleton: begreiflich, da er thatsächlich nicht vorhanden ist. Somit bleibt aber für die Befruchtung des Weibchens keine andere Möglichkeit mehr bestehen, als dass dieselbe durch die weibliche Genitalöffnung hinter dem Bauchsaugnapfe geschieht. Die von mir beobachtete Lagerung der Individuen steht damit völlig in Einklang. Das Weibchen ist auf diese Weise jederzeit in die Lage versetzt, durch geringe Contraction seines Vorderkörpers, seine Genitalöffnung in die Höhe der männlichen zu bringen; durch kräftige Schliessung des Canalis gynaecophorus wird es dann von dem Männchen gegen seine Bauchwand und die Genitalöffnung gepresst, und einem Ueberfliessen von Spermamassen, welches übrigens durch die Muskalatur der Samenblase und ebenso diejenige des gesammten Körpers unterstützt werden könnte, steht dann kein Hinderniss mehr im Wege. Im Uterus bahnen sich die Samenfäden später ihren eigenen Weg nach hinten, genau wie das auch bei den Distomen beobachtet worden ist. Bisher war es freilich noch keinem der Beobachter gelungen, im Inneren besonders des Uterus, den sie ja zuerst zu passiren haben, Samenfäden aufzufinden, während sie weiter hinten im Oviduct, kurz vor dem Keimstocke, von Leuckart stets in grösserer Zahl getroffen wurden (l. c. pag. 496). Ich besitze nun mehrere Präparate von weiblichen Würmern, wo auch im Uterus, vor der Schalendrüse und dem Ootyp, Samenfäden in Menge sich vorfinden, ein Factum, welches entschieden zu Gunsten der eben angedeuteten Auffassung spricht. Es kann demnach heute keinem Zweifel mehr unterliegen, dass bei Bilharzia die Befruchtung durch die

einzige weibliche Genitalöffnung, die hinter dem Bauchsaugnapfe liegende, vor sich geht; damit sind dann auch die Vermuthungen, die Fritsch über die Existenz und die Bedeutung der muthmaasslichen Bauchrinne bei dem Weibchen hegt und die neuerdings auch von Lortet und Vialleton angenommen werden, hinfällig geworden (l. c. pag. 212).

Haut.

Da die Verhältnisse, welche die Haut dem Beobachter darbietet, für die beiden Geschlechter ziemlich verschieden sind, so dürfte es sich empfehlen, sie für Männchen und Weibchen getrennt zu besprechen. Als für beide gemeinsamer Charakter mag zuvor noch hervorgehoben sein, dass sie allem Anscheine nach ziemlich zart und wenig widerstandskräftig ist, wie denn auch bei dem Aufenthalte der Würmer im Blute, also in einem von aggressiven Stoffen fast freien Medium, keine grösseren Anforderungen an ihre Widerstandsfähigkeit gestellt werden. Um so eher aber machen sich nachtheilige Einflüsse oder Veränderungen der Umgebung auch ihr gegenüber geltend; ich denke dabei besonders an die mit dem Tode des Parasitenträgers eintretende allmähliche Veränderung und Zersetzung des Blutes, die umsomehr auch auf die Würmer einwirken muss, je länger diese nach dem Tode noch in der erkalteten Leiche verharren. Es war, um hier möglichst intacte Objecte zu bekommen, vor allem mein Augenmerk darauf gerichtet, frische Leichen zu untersuchen. In der That gelang es mir vielfach, noch wohlerhaltenes und lebendiges Material zu sammeln; war aber aus irgend einem Grunde die Leichenöffnung verzögert, dann zeigten sich auch die Parasiten halb oder ganz abgestorben, ihre Haut verändert oder bereits ganz abgefallen und dann auch die innere Organisation mehr oder minder verändert. Speciell betreffs der Haut galt es darum auch, in der Deutung des jeweilig Beobachteten einige Vorsicht walten zu lassen und normale Verhältnisse von nachträglichen Veränderungen möglichst zu unterscheiden. Letzteres war um so mehr geboten, als ich bei meiner Abreise aus Egypten zur Vereinfachung des Transportes sämmtliches zum Theil auch aus älteren Leichen gesammelte Bilharziamaterial zusammen in einem Gläschen untergebracht hatte. Infolge der angewandten Vorsicht glaube ich aber, in den nun-

mehr zu schildernden Befunden nur normale Verhältnisse aufzuführen.

Weibchen.

Das Weibchen bietet in Bezug auf seine Körperbedeckung bedeutend einfachere Verhältnisse dar, als das Männchen. Von Bilharz (l. c. pag. 62) wurde es als vollkommen glatt betrachtet, ebenso von Leuckart (Paras. I. Aufl. pag. 618). Dagegen beobachtete Fritsch (Zool. Anz. pag. 408), dass es nicht durchgängig glatt ist, sondern feine cylindrische Stacheln trägt, die besonders im Schwanzabschnitt und in der Bauchfurche deutlich entwickelt sind; sie stehen ausserdem mit ihrer Spitze nach vorn. Nach Chatin (l. c. pag. 595) sollen diese Stacheln des Weibchens sogar stärker und zahlreicher sein, als beim Männchen. In der ausführlichen Arbeit fügt Fritsch seinen ersten Angaben noch hinzu, dass die Stacheln bis etwa gegen die Körpermitte hin zu bemerken sind, und dass sie ausserdem der Oberfläche anhaften. Blanchard (Traité pag. 640, Hématoz. pag. 46) bestätigt die Angaben von Fritsch in allen Punkten, betont aber Chatin gegenüber, dass die Stacheln beim Weibchen zarter seien als beim Männchen. Leuckart findet (l. c. pag. 474) ebenfalls auf dem Körper des Weibchens „hie und da, besonders am Hinterkörper", einen äusserst feinen Stachelbesatz; die Spitzchen seien jedoch überall nach hinten gerichtet, nicht nach vorn, wie es Fritsch beschrieben habe. Lortet und Vialleton (l. c. pag. 21) unterscheiden zwei Arten von Stacheln: starke, die sich mit Färbemitteln lebhaft tingiren und andere, die viel schwächer sind und sich nicht färben; letztere nur finden sich auf dem Körper des Weibchens; wie und wo wird nicht weiter auseinander gesetzt.

Meinen eigenen Beobachtungen nach wird die Körperbedeckung des Weibchen gebildet von einer ziemlich dünnen Substanzlage, die sich in optischer und chemischer Hinsicht vollkommen analog der Haut der übrigen Trematoden verhält, und deshalb auch so aufzufassen sein dürfte wie diese. Sie ist im Vorderkörper sehr dünn (0,004 mm), nimmt nach hinten aber etwas an Dicke zu und hat einen Durchmesser von 0,006 mm. Ich habe sie bei allen von mir untersuchten Weibchen glatt gefunden, d. h. ohne Stacheleinlagerungen, mit Ausnahme zweier ziemlich

beschränkter Bezirke. Einmal ist die innere Fläche der Saugnäpfe dicht mit ausserordentlich feinen Spitzchen bedeckt, welche sich über den freien Rand derselben hinaus noch etwas auf die Aussenfläche verfolgen lassen, und dann ist das letzte Schwanzende mit bedeutend stärkeren Spitzen bewaffnet. Ich habe dieselben an dem letzteren Orte aber kaum weiter, als bis zu dem blinden Ende des Darmes oder der Dotterstöcke nach vorn sich erstrecken sehen und glaube damit auch die vordere Grenze ihrer Verbreitung gefunden zu haben. Auch die früheren Autoren, die diese Bestachelung des weiblichen Hinterendes fast ausnahmslos constatiren, machen nirgends bestimmte Angaben über weiter vorn gefundene Hautstacheln. Die Spitzchen haften nicht der Haut an, wie Fritsch sich ausdrückt, sondern durchsetzen dieselben ganz nach Art der Hautstacheln bei den Distomen; ein Factum, auf das Blanchard zuerst aufmerksam macht. Dagegen kann ich, im Gegensatze zu Leuckart, die Angabe von Fritsch bekräftigen, dass die Stacheln sehr oft gerade nach vorn gerichtet sind. Dabei handelt es sich freilich nicht um alle in ihrer Gesammtheit, sondern stets nur um gewisse Partieen; im allgemeinen haben sie nämlich keine bestimmte Richtung, sondern stehen durcheinander, wie die Stacheln des Igels. Ihre Länge beträgt im Maximum ungefähr 0,0012 mm.

Männchen.

Die Körperbedeckung des Männchens ist in fast allen ihren Einzelheiten schon von Bilharz richtig erkannt worden (l. c. pag. 61): „Es besitzt am Vorderkörper eine glatte, weiche Haut, der Hinterkörper dagegen ist mit vielen Höckerchen besäet, die mit kurzen Haaren besetzt sind. Die beiden Saugnäpfe, sowie die innere Auskleidung des Canalis gynaecophorus sind mit unzähligen äusserst kleinen Körnchen besetzt, doch bleibt die Mittellinie des Kanales davon frei. In dem Kanale scheint ausserdem die Bewaffnung aus kleinen Spitzchen zu bestehen, während dieselbe in den Saugnäpfen von platten Körnchen herrührt“. Diese Beschreibung ist, wenn man die optischen Hülfsmittel von vor 40 Jahren in Betracht zieht, geradezu mustergültig zu nennen. Leuckart lässt darauf (Paras. 1. Aufl. pag. 618) die Spitzchen auf der gesammten Körperoberfläche vorhanden sein;

Fritsch (Arch. f. mikr. Anat. pag. 215) erkennt auf der Rückenfläche des Hinterkörpers die stacheltragenden Papillen, die auf der Bauchseite fehlen; nur gegen den Schwanz zu wird die Oberfläche des im übrigen glatten Canales wieder rauher; auch der vordere, conische Theil des Körpers trägt nur niedrige, stumpfe Rauhigkeiten. Chatin bemerkt (l. c. pag. 595), wie schon erwähnt, dass bei dem Weibchen die Stacheln zahlreicher und stärker sind, als beim Männchen; in der mittleren Körperregion des letzteren sollen sie manchmal durch Formations scutiformes ersetzt sein. Blanchard giebt (Traité pag. 637, Hématoz. pag. 42) ohne etwas neues hinzuzufügen, die Beobachtungen von Bilharz vollinhaltlich wieder. Leuckart (Paras. 2. Aufl. pag. 473) findet die Spitzchen wiederum „in weiter, wenn auch nicht völlig gleichmässiger Verbreitung auf der Körperfläche der Würmer; überall ist die structurlose und auch im Ganzen nicht besonders dicke Cuticula von feinen Stacheln durchsetzt, die bald mehr, bald minderweit nach aussen hervorragen. Am ansehnlichsten ist die Entwickelung des Stachelkleides gewöhnlich auf der Bauchfläche der Seitenlappen“; ferner finden sich auf der Innenfläche der Unterlippe feine, nach hinten gerichtete Spitzchen. Nach Lortet und Vialleton endlich (l. c. pag. 21) finden sich bei dem Männchen zunächst die bereits oben charakterisirten Stacheln der ersten Art auf den Papillen des Rückens und auf der Innenfläche des Canalis gynaecophorus, allerdings nur in dessen mittlerem und hinterem Theile, während sie im vorderen fehlen; die Stacheln der zweiten Art, die sich nicht färben, finden sich auf der Aussenfläche des Körpers zwischen den Warzen.

Nach dem, was ich beobachtet habe, verhält sich bei dem Männchen die Haut selbst vollständig gleich der des Weibchens. Sie hat auf dem Rücken des Hinterleibes gewöhnlich eine etwas grössere Dicke als auf der Bauchseite und dem Vorderkörper. Ausserdem ist sie aber im Ganzen bei stark zusammengezogenen Exemplaren durchgängig dicker (0,0075 mm, Fig. 3, 5, Taf. I), als bei stark ausgedehnten (0,0025 mm, Fig. 15, Taf. II); bei ersteren wird sie dann noch in mehr oder minder tiefe, unregelmässig quer verlaufende Ringfalten zusammengelegt, welche letztere auch von Lortet und Vialleton beschrieben werden (cf. Fig. 5, Taf. I). Auf der gesammten Rückenseite bildet diese

Haut weiterhin die bereits seit Bilharz bekannten Papillen oder Warzen, die auf dem Vorderkörper völlig fehlen und auch gegen das Schwanzende hin allmählich niedriger werden, um noch vor demselben gänzlich zu verschwinden. Die Papillen treten, je nach den Contractionszuständen des Körpers, in sehr verschiedener Form in die Erscheinung. Bei denjenigen Individuen, die ich in möglichst ausgestrecktem und zum Theil künstlich gedehntem Zustande conservirt hatte, schienen sie auf den ersten Blick gänzlich verschwunden zu sein und erst bei Zuhilfenahme stärkerer optischer Systeme erkannte man sie noch, vollkommen platt geworden und kaum über das Niveau der Haut hervorragend, dagegen an ihrer Härcheneinlagerung noch deutlich kenntlich (Fig. 6, Taf. I, Fig. 13, Taf. II). Bei mittelstarker Zusammenziehung des Körpers treten sie als mässig buckelförmige Erhebungen deutlich äusserlich hervor (Fig. 5, Taf. I), und wenn endlich der Körper sehr stark zusammengezogen ist (in dieser Form haben die älteren Beobachter die Würmer wahrscheinlich grösstentheils gesehen), dann werden die Papillen stark halbkugelig oder selbst keulenförmig nach aussen hervortretende Warzen, stehen dabei auch, wie das leicht verständlich ist, viel näher bei einander, als bei ausgedehntem Körper (Fig. 3, Taf. I). In der Haut, welche diese Warzen überzieht, habe ich bei einer grösseren Anzahl, aber nicht bei allen Individuen, sehr deutlich eine centrale Durchbohrung beobachtet, die zwischen den die Warzen krönenden Haaren sehr deutlich zu erkennen war, und das sowohl auf Längsschnitten, wo diese Oeffnungen als Unterbrechungen der Haut, als auch in der Aufsicht, wo sie als feine runde Löcher erscheinen (Fig. 4 u. 5, Taf. I). Waren die Oeffnungen bei einem Individuum einmal zu beobachten, dann fanden sie sich auch überall bei demselben, waren sie nicht zu sehen, dann fehlten sie auch überall. Was sie zu bedeuten haben, ob hier vielleicht gar Nervenendigungen vorliegen, darüber bin ich zunächst noch zu keiner definitiven Entscheidung gekommen. Unterhalb der Papillen weichen, wie ich das gleich hier erwähnen will, die Muskelzüge des Hautmuskelschlauches stets etwas auseinander, der Inhalt der Papillen wird gebildet von einem feinblasigen, mitunter etwas körnigen Parenchym, in welchem nicht selten auch ein Kern sichtbar ist.

Was nun das Stachelkleid des männlichen Körpers an-

langt, so will ich zunächst erwähnen, dass die in die Rückenpapillen eingelagerten Spitzchen in der That vor denen des übrigen Körpers in gewisser Weise sich auszeichnen. Sie sind einmal viel zarter, schlanker, manchmal fast cylindrisch, sie färben sich ausserdem mit Haematoxylin auffällig stärker, als die sämmtlichen übrigen und scheinen auch nicht unbedeutend resistenzfähiger zu sein, als diese. Während die letzteren bei nicht mehr sehr frischen Würmern theils gequollen, theils ganz aufgelöst („ausgefallen") sein können, habe ich dies bei den Härchen der Rückenwarzen nie bemerkt; dieselben sind stets in aller Deutlichkeit und in ihrer charakteristischen Gestalt vorhanden. Bereits Lortet und Vialleton haben bekanntlich zwei Gruppen von Hautstacheln unterschieden, von denen die einen auch sich stärker färben sollen; in dieser Hinsicht bin ich mit ihnen vollkommen einverstanden. Das diese stärker färbbaren Stacheln aber auch derber sein sollen, als die anderen, kann ich ebensowenig zugeben, als dass sie sich weiterhin im Canalis gynaecophorus vorfinden. Die stärker färbbaren, dabei aber viel zarteren und nahezu cylindrischen Härchen finden sich nur auf den Rückenwarzen und stehen hier, wie Lortet und Vialleton ebenfalls beobachtet haben, meist vollkommen parallel zu einander; sie ragen nur wenig weit aus der Haut hervor.

Die übrigen Stacheln haben allenthalben eine deutlich conische Gestalt und färben sich kaum stärker als die Substanz der Haut, in welcher sie stecken; sie dürften analoge Bildungen sein, wie die gemeinen Hautstacheln so vieler Trematoden, speciell Digenen. In einer kleineren Ausgabe finden sie sich auf der Innenfläche beider Saugnäpfe, die schon von Bilharz und ebenso von späteren Autoren als chagrinartig rauh erkannt wurde; es handelt sich dabei aber nicht um feine Körnchen etc., sondern um wirkliche, wenn auch sehr feine Hautstacheln von kaum 0,0018 mm Länge. Als solche wurden sie, allerdings nur auf der Innenfläche der Unterlippe, von Leuckart erkannt; in Wirklichkeit bedecken sie jedoch nicht nur diese, sondern die gesammte Innenfläche beider Saugnäpfe und erstrecken sich von da noch weiter um den freien Rand derselben herum auf die Aussenfläche bis zur Basis der Näpfe, hier jedoch an Dichte und zuletzt auch an Grösse allmählich abnehmend. Im Inneren

der Saugnäpfe sind sie mit ihren Spitzen immer mehr oder weniger nach dem Centrum gerichtet (Fig. 2, Taf. I, Fig. 11, Taf. II).

Eine wesentlich grössere Ausgabe der Stacheln findet sich auf der gesammten Unterseite des Körpers, die wie bekannt, die Innenfläche des Canalis gynaecophorus bildet. Sie beginnen hier genau mit dem Anfange des Canalis, d. h. unmittelbar hinter dem Genitalporus (Fig. 7, Taf. I); sie reichen von hier aus bis an die Seitenkante, wo sie scharf abschneiden (Fig. 12, Taf. II), und bis an das äusserste Schwanzende. Innerhalb dieses Verbreitungsbezirkes sind sie (mit Ausnahme der äussersten Grenzen) allenthalben von der gleichen Form und Grösse, 0,0027 mm lang und ca. 0,0003 mm an der Basis dick; sie stehen überall gleich dicht, sind aber mit ihren ein wenig aus der Hautoberfläche hervorragenden Spitzen nicht ganz gleichmässig orientirt, sondern richten sich manchmal hierhin, manchmal dorthin. Dass sie, wie Bilharz beobachtet zu haben glaubt, in der Mittellinie der Bauchfläche fehlen, habe ich somit ebenso wenig constatiren können, wie das, dass sie nach den Angaben anderer Autoren, vorn oder anderswo niedriger oder ebenfalls ganz abwesend sein sollen. Letzteres ist allerdings sehr wohl möglich; wo es aber der Fall ist, da handelt es sich nicht mehr um einen normalen Zustand.

Eine Zone ähnlicher Stacheln, wie die eben beschriebenen, findet sich endlich noch auf der Rückenfläche des Körpers, aber so, dass sie für gewöhnlich nicht sichtbar ist. Bei vollständiger Einkrümmung der Seitenlappen nach der Bauchseite bedeckt der eine und zwar, wie es scheint, vorwiegend der der rechten Seite den der anderen. Dieser zu innerst liegende Seitenlappen trägt nun auf seiner Aussenfläche, soweit er von dem anderen bei völligem Schluss des Canalis gynaecophorus bedeckt wird, ebenfalls eine Ausstattung mit Stacheln (Fig. 12, Taf. II). Dieselben bilden also in ihrer Gesammtheit ein Längsband, welches dicht hinter dem Beginne des betreffenden Seitenlappens seinen Anfang nimmt und hinten da aufhört, wo die Seitenlappen so klein werden, dass sie den völligen Schluss des Canalis nicht mehr zu bewirken vermögen. Die Breite des Bandes wechselt; vorn und hinten schmal endend, ist es in der mittleren Körperregion am breitesten, erstreckt sich jedoch nach dem Körperrande niemals

bis ganz an diesen hin, sondern endigt stets eine längere Strecke vorher, wie man auch auf der Figur 12 erkennt.

Die Bedeutung dieses Stachelbandes ist ohne Weiteres klar; es ist ein Hülfsmittel, um einen möglichst festen und dauerhaften Schluss des Canalis gynaecophorus ohne beständige Muskelanstrengung des Thieres zu ermöglichen. Mit den Stacheln an der Innenfläche des von aussen aufliegenden Seitenlappens der anderen Seite zusammen wird es eine ebensolche Verbindung liefern, wie beispielsweise die feinen Börstchen, welche die beiden Hälften eines Schmetterlingsrüssels zusammenhalten oder die feinsten Zähnchen in der Fahne der Feder.

Die hier aufgeführten Stellen sind die einzigen der Körperoberfläche des Männchens, welche mit Stacheln bewaffnet sind; die gesammte übrige Körperfläche ist durchaus glatt, und wenn von früheren Beobachtern noch an anderen Orten Stachelbildungen scheinbar gesehen worden sind, so dürfte das wohl nur auf Verwechselungen mit einer der hier genannten Stellen zurückzuführen sein.

Parenchym.

Die ersten Mittheilungen über das Parenchym der Bilharzia macht Leuckart (Paras. 1. Aufl. pag. 620); es besteht nach ihm aus dichtgedrängten Bindegewebszellen, die freilich nur wenig gross und deutlich sind, deren scharf umschriebene Kerne (0,004 mm) aber überall in Masse aus dem durchsichtigen Parenchym hervorleuchten. Chatin schreibt (l. c. pag. 596) in lakonischer Kürze dem Parenchym eine netzförmige Structur zu, die sich leicht constatiren lasse. Fritsch berichtet ausführlicher (l. c. pag. 209) von einem von Bindegewebszellen gebildeten Maschenwerke, welches bei dem Weibchen infolge des geringen Gesammtdurchmessers des Körpers besonders grob erscheine. Die relativ grossen Kerne gruppiren sich gern unregelmässig, während da, wo grössere Organe einlagern, das Zwischengewebe spärlicher werde und ärmer an Kernen erscheine. Beim Männchen bilden die sternförmig verzweigten Bindegewebszellen mit den rundlichen, etwa 0,006 mm grossen Kernen, die stellenweise stärker angehäuft erscheinen, die Hauptmasse. Leuckart findet darauf bei Gelegenheit seiner neuen Untersuchungen (l. c. pag. 471) die früher von ihm gegebene Dar-

stellung noch im Wesentlichen richtig; er fügt seinen älteren Angaben ergänzend hinzu, dass an vielen Stellen die Begrenzungen der Zellen allerdings so wenig markirt sind, dass es den Anschein hat, als wenn die Kerne derselben in eine sonst kaum differencirte Substanzmasse eingelagert seien. Anderwärts sieht man das Protoplasma im Umkreise dieser Kerne deutlich als scharf umschriebene, rundliche Ballen von meist 0,013 bis 0,014 mm gegen ihre Umgebung sich absetzen. Hier und da sind die Ballen auch aus dem umgebenden Gewebe ausgefallen, so dass dann an Stelle der Zellen blosse Lückenräume vorhanden sind, deren Wände vielfach in directem Zusammenhange mit den das Parenchym in reicher Menge durchziehenden Muskelfibrillen gesehen werden. Ausser diesen Parenchymzellen enthält die Grundsubstanz des Bilharziakörpers noch andere Zellen, helle Blasen von 0,016—0,022 mm mit grossen Kernen (0,006 mm), die im Gegensatze zu den mit mehrfachen Chromatinkörnern versehenen Kernen des ersteren meist nur einen einzigen Nucleolus enthalten und fast immer durch eine Anzahl zarter Protoplasmastränge der Aussenwand verbunden sind. Obwohl dieselben, besonders bei dem Männchen, sowohl in der Tiefe, wie in den mehr peripherischen Körperschichten gefunden werden, steht Leuckart nicht an, sie für Drüsen- oder Schleimzellen zu halten, und das vornehmlich deshalb, weil Zellen ganz ähnlicher Art jenes entschieden drüsige Gebilde um den Oesophagus zusammensetzen, auf welches wir weiter unten zurückkommen werden.

Nach Lortet und Vialleton endlich ist das Parenchym (l. c. pag. 23) zusammengesetzt aus verästeten Zellen, deren vielfache Ausläufer mit denjenigen der benachbarten Zellen in Verbindung treten. Es entsteht so ein Netzwerk mit theilweise sehr dichten und sehr feinen, theilweise auch mit grösseren Maschen. Die Kerne der Zellen sind klein und rund. Zwischen den Maschen des parenchymatischen Netzwerkes ist eine amorphe, helle Substanz enthalten, die sich nur leicht mit Carmin färbt und die man sehr deutlich erkennt, wenn man den Körper des Wurmes zu zerzupfen versucht. Bewerkenswerther Weise gelingt es dabei niemals, eine wirkliche Trennung der einzelnen Elemente zu erzielen, und ist es vor allem unmöglich, die Maschen des protoplasmatischen Netzwerkes zu sprengen. Innerhalb

des Parenchyms trifft man hier und da noch grosse, kugelige, von einer hellen Zone umgebene Zellen; die Frage, ob hier Drüsenzellen, oder die von Fritsch erwähnten Ganglienzellen vorliegen, wird von den Autoren nicht entschieden.

Meinen eigenen Erfahrungen nach besteht nun das Parenchym des Bilharziakörpers zunächst nicht aus verästeten Zellen, obwohl es gar nicht selten den Anschein hat, als ob in der That solche Zellen vorhanden wären. Im übrigen hat die Körpersubstanz bei Männchen und Weibchen einen etwas verschiedenen Habitus, ganz abgesehen davon, dass sie bei dem ersteren auch noch von den sehr zahlreichen Parenchymmuskeln durchsetzt wird, die bei dem Weibchen ganz fehlen. In Folge dieses letzteren Umstandes ist das Parenchym bei dem Weibchen auch am leichtesten zu analysiren; es besteht hier aus einfachen Blasenzellen, deren sehr zarte und blasse Wände dicht aneinanderschliessen und das bekannte Netzwerk darstellen. Der ursprüngliche Inhalt der Zellen ist durch eine helle Flüssigkeit ersetzt, die bei der Behandlung mit Reagentien nur ausserordentlich wenige Rückstände lässt; wo solche vorhanden sind, was in der Tiefe des Körpers weniger häufig beobachtet wird als weiter nach aussen, der Wand zu, da erscheinen sie im mikroskopischen Bilde als feine, granulirte Masse, welche augenscheinlich dasselbe ist, was Lortet und Vialleton als amorphe, helle und schwach mit Carmin sich färbende Substanz zwischen den Maschen des parenchymatösen Netzwerkes beschreiben. Da unserer Auffassung nach diese Substanz nicht zwischen, sondern in den blasigen Zellen gelegen ist, so erklärt sich allerdings ziemlich einfach, dass es ihnen nicht gelang, die problematischen Sternzellen zu isoliren und von der „Zwischenmasse“ zu trennen. Neben den hier beschriebenen Parenchymzellen, die augenscheinlich zu einer einzigen und einheitlichen Blase sich umgeformt haben, finden sich dann im Körper des Weibchens und zwar ziemlich häufig noch andere, bei denen im Innern nicht eine Blase, sondern eine Anzahl entstanden, welche durch sehr feine Lamellen von einander getrennt bleiben und zwischen denen dann auch an einer Stelle noch der persistirende Kern liegt. Dieser scheint bei unseren Zellen dann thatsächlich einer sternförmigen Zelle anzugehören, weil die äussere Grenze derselben sich kaum mehr von den inneren Lamellen unterscheidet; wir haben hier einen Typus

der Parenchymzellen, der schon früher von mir und von Walter sehr häufig bei einer ganzen Reihe anderer Trematoden beobachtet wurde. Auch die Kerne der zuerst genannten Blasenzellen sind meistens noch vorhanden; sie messen durchschnittlich 0,004 bis 0,005 mm im Durchmesser wie die der anderen und liegen seltener im Innern, bei weitem häufiger der Wand der zugehörigen Zelle angedrängt; dann sind sie gewöhnlich noch von einem kleinen Hofe unveränderten Plasmas umgeben. Ausser diesen typischen Kernen der Parenchymzellen finden sich in dem Gewebe verstreut gewöhnlich noch andere, kleinere, aber bedeutend stärker sich färbende kernartige Gebilde vor, deren Grössse 0,0025 mm kaum übersteigt. Man trifft sie besonders häufig im Körper von Individuen, die erst längere Zeit nach dem Tode des Parasitenträgers zur Conservirung kamen und deshalb selbst in ihrer Organisation bereits alterirt sind; ausserdem auch besonders in dem dünnen und besonders zarten Vorderkörper weit häufiger, als in dem derberen Hinterleibe. Was sie vermuthlich zu bedeuten haben, soll bei der Beschreibung des Parenchyms des Männchens erörtert werden, wo man dieselben Gebilde ebenfalls antrifft.

Die bei der überwiegenden Mehrzahl der Trematoden ganz allgemein bis jetzt aufgefundenen, sogenannten Subcuticularzellen sind auch bei der weiblichen Bilharzia vorhanden, wenngleich nur schwach entwickelt und deshalb wenig in die Augen fallend. Besonders im Hinterkörper aber bemerkt man regelmässig dicht unter der Haut eine stärkere Ansammlung noch protoplasmareicher, unregelmässig gestalteter Zellen, die manchmal auf kleine Strecken hin continuirliche Reihen bilden (Fig. 28, Taf. III). Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass hier die bekannten Subcuticularzellen vorliegen.

Wie schon erwähnt, hat bei dem Männchen das Parenchym auf den ersten Blick ein ziemlich abweichendes Aussehen; es wird hier von so zahlreichen untereinander parallelen Dorsoventralmuskeln durchzogen, dass die feinen Parenchymlamellen unter diesen fast verschwinden. Im Vorderkörper des Männchens sind die erwähnten Muskelfasern aber bedeutend schwächer entwickelt, und hier zeigt es sich denn auch in ganz seiner normalen Form. Die einzelnen Zellterritorien lassen sich manchmal recht deutlich von einander trennen, die in den Zellen auftretenden Vacuolen haben meist eine rundliche oder ellipsoidale Gestalt

(Fig. 11, 6 *PZ*). Die Kerne messen im Durchmesser ungefähr 0,005 mm. Unter ihnen bemerkt man jedoch stets, und bei manchen Individuen in ganz überwiegender Zahl andere, welche beträchtlich grösser (0,0065 mm und darüber) und bläschenförmig sind und deren Inhalt kein zusammenhängendes Nucleingerüst mehr zeigt, sondern aus einem einzigen grösseren Chromatinkörper und einigen wenigen kleineren Körnchen und Fädchen besteht. Diese Kerne finden sich vorzugsweise auch peripher gelagert; sie stimmen demnach in allen wesentlichen Eigenthümlichkeiten mit jenen Gebilden überein, deren Leuckart in seiner Beschreibung des Parenchyms Erwähnung thut, und die er als Kerne von Drüsenzellen in Anspruch nimmt. Nach eingehender Prüfung einer grösseren Anzahl von Präparaten verschiedener Individuen bin ich jedoch zu der Ueberzeugung gelangt, dass wir es mit ursprünglichen Verhältnissen hier nicht zu thun haben. Bei Würmern, die in noch voll lebenskräftigem Zustande wenige Stunden nach dem Tode ihres Trägers zur Conservirung kamen und die auf die Einwirkung der conservirenden Flüssigkeit durch lebhafte Zusammenziehung ihrer Muskulatur reagirten, zeigen sich allenthalben nur die kleineren Kerne mit theilweise sogar sehr dichtem Nucleingerüst. Nur noch wenig lebenskräftige oder bereits ganz abgestorbene Thiere zeigen dagegen bei der Conservirung nur schwache oder gar keine Reaktionsbewegungen mehr und bei diesen Exemplaren zeigen sich in meinen Präparaten nun vorzugsweise jene grossen bläschenförmigen Parenchymkerne; bei einigen nur an der Rückenseite und in dem zarteren Vorderkörper, bei anderen fast durch die ganze Dicke des Leibes. Im ersteren Falle sind die in der Nähe der eingerollten Bauchfläche gelegenen Kerne noch normal, was offenbar damit zusammenhängt, dass diese Körperseite vor den verändernden Einflüssen der Umgebung, d. h. der in Zersetzung befindlichen Blutflüssigkeit des Trägers, durch die Einrollung mehr geschützt ist, als die freiliegende Rückenseite. So halte ich diese grösseren, bläschenförmigen Kerne des Parenchyms nicht für Kerne etwaiger Drüsenzellen und überhaupt nicht für ursprüngliche und normale Bildungen, sondern für die Producte einer allmählich eintretenden Zersetzung des Wurmkörpers.

Bei solchen veränderten Individuen und besonders bei den so ausserordentlich zarten Weibchen findet man ferner unter den bläschenförmigen Kernen sehr häufig auch einfache, kleine und

mehr oder minder runde, sehr stark gefärbte Körner, an denen keine Structur mehr zu erkennen ist (cf. Fig. 10 Taf. II und Fig. 24 Taf. III. Ich glaube in diesen noch weiter vorgeschrittene Auflösungsstadien der Kerne sehen zu sollen, bei denen infolge völligen Absterbens der Kernsaft durch die Membran ausgetreten ist und nur die Nucleinmassen zurückgeblieben sind. Solche structurlose Nucleinklumpen sind wenigstens auch anderwärts als Producte einer Kerndegeneration bekannt (Geschlechtszellen von Salamandra und Triton nach Flemming und Hermann, von Ascaris nach O. Hertwig etc.).

Wie schon erwähnt, wird im Hinterkörper des Männchens die Structur des Körperparenchyms durch die massenhaft dasselbe durchziehenden Dorsoventralmuskeln stark verdeckt; doch lässt eine aufmerksame Beobachtung auch hier leicht die bereits bekannten Verhältnisse erkennen. Die Parenchymzellen sind hier augenscheinlich alle vacuolisirt und die Vacuolen selbst mehr oder weniger der Richtung der Muskeln entsprechend in die Länge gestreckt; die Form der Zellen dürfte ziemlich unregelmässig sein und diese selbst in mannigfacher Weise in einander greifen. Die Muskeln ziehen ausnahmslos zwischen den Zellen hin, wie man von vorn herein nicht anders erwarten kann; sie treten zu gleicher Zeit aber in innige Verbindung mit den Wänden dieser Zellen, so dass auf den Schnitten die Muskelfibrillen vielfach zerfasert erscheinen. Ich will die Existenz wirklicher, verzweigter Fibrillen damit durchaus nicht in Abrede stellen; die grösste Mehrzahl der Muskeln dürfte jedoch einfach und unverästelt sein. Dass die Parenchymfasern zwischen den Parenchymzellen hinlaufen, erkennt man weiterhin sehr hübsch auf Frontalschnitten durch die Mitte des Rückens, welche die Dorsoventralmuskeln ungefähr senkrecht treffen (Fig. 6, Taf. I). Die Querschnitte der Parenchymmuskeln erscheinen dann als feine glänzende Pünktchen, welche scheinbar an oder auf den Fasern des Parenchyms gelegen sind. Nun beschreiben Lortet und Vialleton (l. c. pag. 23) auf den Fasern des Parenchymmaschenwerkes (das sie bekanntlich aus verästelten Zellen bestehen lassen) granulations brillantes, très réfringentes, comme les fibres elles-mêmes, et qui, comme ces dernières, ne se colorent pas par les réactifs. Obwohl dieser letztere Charakter ihrer Angabe nach die Parenchymfasern stets von den sich stark färbenden Muskel-

fasern unterscheiden soll, so kann ich mich doch des Argwohns nicht erwehren, dass diese granulations brillantes nichts anderes, als unsere quergeschnittenen Parenchymmuskeln sind. Andere Gebilde, auf die sich die Beobachtung Lortet's und Vialleton's könnte beziehen lassen, habe ich nicht gefunden und andererseits ist meinen Erfahrungen nach die Färbbarkeit der Parenchymmuskulatur nicht so bedeutend, als es die beiden Autoren anzunehmen scheinen. Dass sie überhaupt die dorsoventralen Parenchymmuskeln in ihrer Mächtigkeit nicht voll erkannt haben, geht deutlich aus ihren Figuren 24 und 25 hervor, wo diese Fasern kaum hervortreten, während sie in Wirklichkeit in dieser Körpergegend einem Querschnitt sein charakteristisches Gepräge verleihen.

Das bei dem Weibchen deutlich, wenn auch schwach entwickelte, subcuticulare Zellenlager ist auch bei dem Männchen vorhanden; freilich bedarf es noch genauerer Beobachtung, um erkannt zu werden, da es innerhalb der muskulösen Rückenrinde gelegen ist. Am deutlichsten erkennt man es bei stark nach der Bauchseite eingerollten Individuen (Fig. 13, Taf. II); die Zellen sind ziemlich klein, aber charakteristisch durch ihre stärkere Färbbarkeit, ihre unregelmässige Form und vor allem dadurch, dass ihrer nicht selten 2 und 3 zu einer Gruppe vereinigt angetroffen werden, wie auch sonst; ihre geringe Massenhaftigkeit dürfte im übrigen hier in vollem Einklange stehen mit der anderen Trematodenarten gegenüber sehr dürftigen Entwickelung der Haut.

Wie schon weiter oben erörtert, kann ich die von Leuckart als Drüsen- oder Schleimzellen angesprochenen Elemente auf Grund der Untersuchung eines reichlicheren und auch verschieden erhaltenen Materiales nicht wohl als solche anerkennen. Ich habe überhaupt, von den ösophagealen Drüsenzellen abgesehen, im gesammten Körper der Bilharzia nichts gefunden, was auf das Vorhandensein von Drüsenzellen hingedeutet hätte. Weder die sonst bei den Trematoden und speciell bei den Distomen so allgemein verbreiteten echten Hautdrüsen, noch die tiefer in das Parenchym eingebetteten sog. Kopfdrüsen etc. scheinen hier vorhanden zu sein.

Dagegen finden sich nun bei Männchen und Weibchen durch die Grundsubstanz des ganzen Körpers verbreitet sehr

reichliche Ganglienzellen, auf die wir bei Besprechung des Nervensystemes zurückkommen werden.

Muskulatur.

Es wird sich empfehlen, die drei hauptsächlichsten Muskelsysteme des Körpers, die Saugnäpfe, den Hautmuskelschlauch, und die Parenchymmuskulatur, einer gesonderten Besprechung zu unterziehen.

A. Saugnäpfe.

Die Saugnäpfe des Bilharziakörpers zeichnen sich auf den ersten Blick durch ihre augenfällige Schwäche und geringe Leistungsfähigkeit aus. Mit diesem äusseren Aussehen steht ihr innerer Aufbau durchaus in Einklang; besonders die Saugnäpfe des Weibchens sind in hohem Grade arm an Muskeln. Trotz alledem finden wir aber in ihnen die auch sonst vorhandenen Muskelsysteme vollzählig wieder.

Was zunächst ihre äussere Form anlangt, so ist dieselbe von Leuckart bereits zutreffend beschrieben worden; sie ist ausserdem bei Männchen und Weibchen ungefähr die gleiche, wogegen ihre Grösse sowohl, wie ihr Grössenverhältniss bei beiden Geschlechtern verschieden ist, wie wir oben bereits kennen lernten. Der Mundsaugnapf hat in den meisten meiner Präparate eine vollkommene Trichterform mit einfach konisch verlaufender Innenwand; in einigen wenigen hat der Innenraum jedoch Pokalform, so dass die Wirkungsweise dieses Saugnapfes derjenigen entsprechen dürfte, die er auch sonst bei kräftigerer Ausbildung aufweist. Dadurch, dass die dorsale Wand bedeutend länger ist, als die ventrale, wird die Oeffnung stark ventralwärts geneigt, worauf ebenfalls schon Leuckart hinweist. Derselbe lässt weiterhin (l. c. pag. 480) beide Näpfe gegen das Parenchym hin durch „eine derbe Cuticularhülle“ abgegrenzt sein; mir macht es dagegen den Eindruck, als ob hier eine einfache Muskelhaut vorläge. Es mag hierbei zunächst darauf hingewiesen werden, dass sich der vordere Saugnapf der Bilharzia in sehr charakteristischer Weise von dem sämmtlicher übrigen Distomen dadurch unterscheidet, dass er nicht in das Parenchym des Vorderkörpers eingelagert, sondern dem Leibe vielmehr aufgesetzt ist. Man sieht ihn infolge dessen auch auf Schnitten sehr bemerkens-

werther Weise nicht in einer Kugelfläche gegen das Parenchym abgegrenzt, sondern durch eine Ebene (cf. Fig. 2, Taf. I), sodass er dadurch die ihm sonst eigenthümliche, starke Individualität verliert und als eine directe Fortsetzung oder als ein Aufsatz des Körpers erscheint. Die Trennungsfläche, die ihn nach Art eines Septums von diesem scheidet, besitzt in der Mitte ein sehr kleines, nur 0,005—0,01 mm im Durchmesser haltendes Loch für den Durchtritt des Oesophagus und ist meinen Beobachtungen nach hauptsächlich aus Muskelfasern gebildet, oder wenigstens mit solchen stark durchsetzt. Man bemerkt vorwiegend Radiärfasern, die von der Durchtrittsstelle des Oesophagus ausstrahlen und zwischen sich zahlreiche, unregelmässig quer verlaufende Fasern erkennen lassen.

Auch der Bauchsaugnapf ist durch eine solche Muskelhaut von dem Parenchym geschieden, doch ist dieselbe hier bedeutend weniger auffällig (cf. Fig. 11, Taf. II, Fig. 21, Taf. III). Auch verlaufen die Fasern derselben etwas anders, wie wir bald weiter sehen werden. Eine weitere Eigenthümlichkeit des Bauchsaugnapfes, auf die bis jetzt noch nicht hingewiesen wurde, ist die, dass derselbe deutlich, wenn auch kurz gestielt ist (Fig. 11, 21). An seiner gewölbten, dem Parenchym zugekehrten Seite inseriren sich zahlreiche, im Verhältniss zu den gewöhnlichen Parenchymfasern sehr starke Muskelfasern, die nach der Rückenfläche zu ausstrahlen und den ganzen Napf zunächst in seinen Fuss und dann in den Körper herein zu ziehen vermögen; auf diese Fasern ist übrigens von Leuckart bereits aufmerksam gemacht worden. Die innere Höhlung des Bauchsaugnapfes ist ziemlich flach und bei conservirten Individuen vielfach ganz geschwunden, manchmal sogar durch eine convexe Fläche ersetzt (Fig. 21, Taf. III). Dass beide Saugnäpfe bei Männchen und Weibchen besonders auf ihrer inneren Fläche mit Spitzchen besetzt sind, ist bereits bei Besprechung der äusseren Bedeckungen erwähnt worden.

Was nun den histologischen Aufbau zuerst des Mundsaugnapfes anlangt, so finden wir zu äusserst an ihm eine Aequatorialfaserlage (Fig. 2, Taf. I), welche die directe und unmittelbare Fortsetzung der äusseren Ringfaserschicht des Körpers ist. Sie geht über den vorderen Rand des Saugnapfes hinweg auf die Innenseite desselben über und repräsentirt nunmehr die innere Aequatorialfaserlage. Unter dieser Schicht folgt dann eine

zweite, deren Elemente einen longitudinalen Verlauf besitzen und allem Anscheine nach eine directe Fortsetzung der Längsfaserlage des Hautmuskelschlauches darstellen. Auch sie greifen über den freien Rand des Saugnapfes hinweg nach dessen Innenseite über und werden damit zu den inneren Meridionalfasern. Die einzelnen Fibrillen liegen hier nicht so dicht nebeneinander, wie die Aequatorialfasern, was man namentlich am Rande des Saugnapfes und auf seiner inneren Oberfläche beobachtet; erst gegen den Grund des Mundtrichters hin werden sie wieder dichter, was in ihrer Convergenz nach diesem Orte hin seinen Grund hat. Das Verhalten der bis hierher geschilderten Muskelelemente des Mundsaugnapfes ist insofern bewerkenswerth, als es in der That darauf hinzuweisen scheint, dass der Napf nur die besonders differencirte. vorderste Partie des Leibes ist, ein Verhältniss, welches wohl einen ursprünglicheren Zustand darstellt, als wir ihn bei den mit stark differencirtem Mundnapfe versehenen Distomen finden. Die Masse der Saugnapflippen wird endlich durchsetzt von im Verhältniss spärlichen Radiärmuskeln, die in grösseren Abständen die wohl entwickelte parenchymatöse Grundmasse durchziehen. In dieser letzteren bemerkt man ausserdem eine ziemlich ansehnliche Zahl von Ganglienzellen, auf die wir bei Besprechung des Nervensystemes zurückkommen werden.

Die Structur des Bauchsaugnapfes entspricht der eben beschriebenen des Mundsaugnapfes. Auch hier findet sich zu äusserst eine Aequatorialfaserlage, unter der eine aus spärlichen Elementen zusammengesetzte Meridionalmuskelschicht hinzieht. Beide Fasernsysteme setzen sich auch auf die Haut fort, welche den Bauchsaugnapf gegen das Parenchym des Körpers und speciell das des Saugnapffusses abscheidet (Fig. 11). Die Radiärfasern scheinen hier etwas reichlicher, als im Mundsaugnapfe; in dem Grundparenchym bemerkt man ebenfalls reichliche Ganglienzellen.

B. Hautmuskelschlauch.

Unter den älteren Arbeiten finden sich Angaben über den Hautmuskelschlauch der Bilharzia nur in der ersten Auflage von Leuckart's Parasitenwerk (pag. 620). Leuckart sagt daselbst, dass unter den Muskeln die Längsfasern bei weitem die ansehnlichsten sind, deutliche, isolirt nebeneinander hinlaufende Spindelzellen von 0,03 mm. Die Diagonalfasern liegen in verein-

zelten, weit abstehenden Zügen. Diese Angaben sind unverändert reproducirt in den beiden Arbeiten Blanchard's und auch die ausführlichere Arbeit von Fritsch fügt dem bis dahin Bekannten nur wenig Neues hinzu. Nach Fritsch folgt beim Männchen (l. c. pag. 219) unter der Cuticula eine wesentlich längs gerichtete, zum Theil recht starke Muskulatur, deren Fasern in parallel geordnete Bündel vereinigt sind. An der Bauchseite sind diese Muskelbänder nur schwach entwickelt, dagegen fängt sich ein hauptsächlich quer angeordnetes System an geltend zu machen. Dieses beginnt jederseits als dichte zusammenschliessende Gruppen dorso-ventraler Muskeln . . .; abgesehen von diesen Muskelsystemen sind die contractilen Fasern im Gewebe nur unregelmässig und spärlich vertheilt; circuläre Fasern der Leibeswand, die dem Rücken des Körpers angehören sollten, kann Fritsch nicht finden. Beim Weibchen besteht der Hautmuskelschlauch hauptsächlich aus längsgerichteten Fasern; Ringmuskeln sind als geschlossene Schicht nirgends kenntlich, obwohl vereinzelte platte, contractile Fasern zwischen der Cuticula und den Längsmuskeln vorkommen mögen (l. c. pag. 208). Chatin bemerkt betreffs der Muskulatur der Bilharzia, wiederum sehr kurz, dass sie eine mittelmässige Stärke besitze (l. c. pag. 596), was für das Männchen wenigstens kaum mit Recht behauptet werden kann.

Ein wesentlich vollkommeneres Bild von dem Aufbau des Hautmuskelschlauches erhalten wir nun in der zweiten Auflage von Leuckart's Parasitenwerk. Leuckart erkennt jetzt bei dem Weibchen ein doppeltes Muskelsystem, eine einfache Lage von Längsfasern, die dicht unter der Cuticula hinziehen (l. c. pag. 475), und Parenchymmuskeln, die zumeist in dorso-ventraler Richtung die Grundsubstanz durchsetzen. Bei genauerer Untersuchung entdeckt man nach innen von den Längsfasern auch quer verlaufende Fasern, freilich mehr vereinzelt und spärlich, „so dass man von einer besonderen Schicht von Ringmuskeln kaum sprechen kann". Bisweilen hat es übrigens den Anschein, als ob auch nach aussen von den Längsfasern eine dünne Schicht von Ringfasern vorhanden sei; „was diese Bilder veranlasst, lässt sich jedoch überall auf eine Runzelung der Cuticula zurückführen . . . ." Die Muskulatur des Männchens, die Leuckart vorwiegend an der muskelkräftigeren Bilharzia crassa Sons. studirt zu haben scheint, lässt sich trotz aller Eigenthümlichkeit

auf die einfacheren Verhältnisse des Weibchens zurückführen (l. c. pag. 476). Im Vorderleibe beobachtet man eine einfache Lage dicht gedrängter Längsfasern, die mit den darunter hinziehenden Ringfasern den Hautmuskelschlauch bildet und die vornehmlich in dorso-ventraler Richtung verlaufenden Parenchymmuskeln einschliesst. Weiter nach hinten, aber noch im Vorderkörper, wird die Längsfaserlage auf dem Rücken dicker und setzt sich daselbst bereits aus 4—5 Lagen von Fasern zusammen. Mit dem Beginne des Hinterleibes nimmt die Längsfaserlage reichlich den dritten Theil der Körperdicke und noch mehr in Anspruch. Unter ihr ziehen bogenförmig Querfasern hin, die eine ziemlich geschlossene Lage bilden und so die Rückenmuskulatur gegen die übrige Körpermasse in Form einer Rindenschicht absetzen. Im Gegensatze zum Rücken findet man auf der Bauchseite eine mächtige Lage bogenförmig verlaufender Quermuskeln, und nur bei genauerem Zusehen erkennt man nach aussen von diesen noch eine einfache Lage dünnerer Längsmuskeln. Schliesslich hat Leuckart auch zuerst erkannt, dass die Hauptmasse der Muskeln des Bilharziakörpers, mit Ausnahme der Parenchymmuskeln, im Innern hohl sind, also sogenannte Röhrenmuskeln darstellen.

Lortet's und Vialleton's neueste Untersuchungsresultate weichen in mannigfacher Hinsicht von den eben geschilderten Leuckart's ab; dass sie dabei eine Vervollkommnung unserer Kenntnisse mit sich brächten, kann aber nicht behauptet werden. Lortet und Vialleton bestätigen zunächst Leuckart's Angabe betreffs des Hohlseins der Muskelfasern; ich komme weiter unten auf diese Verhältnisse zurück. Es liegen ferner nach ihnen die Längsfasern unmittelbar unter der Haut, bei dem Weibchen in einfacher Reihe und ebenso im Vorderkörper des Männchens, während sie bei dem letzteren vom Bauchsaugnapfe ab mehrschichtig sind und eine Art contractiler Rinde darstellen. Sie sind von dem darunterliegenden Körper durch eine ligne bien nette getrennt, indessen finden sie sich auch unterhalb dieser Linie in der dorsalen Hälfte des Körpers, ja einige noch tiefer. Die Grenzlinie zwischen contractiler Rindenschicht und Parenchym soll, wenn sie existirt, nur aus einer Verschmelzung von Parenchymfasern hervorgegangen sein. Die ventralen Längsfasern liegen nur in einfacher Reihe, manchmal bilden sie nicht einmal eine continuirliche Lage, sondern fehlen hier und da, so dass

man auf manchen Querschnitten nur einige Fasern getroffen findet. Querfasern finden sich nur auf der Bauchseite über den Längsfasern. Fibres obliques endlich, die unseren Diagonalfasern entsprechen dürften, finden sich bei Weibchen und Männchen, bei dem ersteren seltener, bei dem letzteren im Vorderkörper auf der Bauch- und Rückenseite.

Betrachten wir nun zunächst den Hautmuskelschlauch des Weibchens, so bemerkt man allerdings zuerst die von der Mehrzahl der Autoren bereits beobachteten Längsmuskeln. Ich hätte hier den Mittheilungen Leuckart's höchstens ergänzend hinzuzufügen, dass sie bis zu 0,0012 mm breite Bänder darstellen, die nicht vollkommen parallel zu einander hinlaufen und gelegentlich auch durch schräge Anastomosen untereinander in Verbindung zu treten scheinen. Aber diese Längsmuskeln bilden nicht die äusserste Lage des Hautmuskelschlauches, sondern es findet sich zwischen ihnen und der Haut eine zwar äusserst feine, aber vollkommen deutliche und wohl unterscheidbare Ringfaserlage vor. Man wird sich erinnern, dass bereits Leuckart vermuthungsweise von einer solchen Faserlage spricht, die durch sie veranlasste Streifung aber auf eine Runzelung der Cuticula bezieht. Eine solche feine Runzelung der Haut ist allerdings ebenfalls vorhanden, doch sind die Runzeln niemals so regelmässig angeordnet, wie die Ringmuskeln; ausserdem erkennt man die letzteren aber auch, und zwar am besten, an Präparaten, bei denen die Cuticula verloren gegangen ist. Ueber die thatsächliche Existenz dieser Ringfaserlage kann somit kein Zweifel herrschen; die einzelnen Fasern sind höchstens halb so dick als die Längsfasern, dafür aber auch ungefähr noch einmal so dicht aneinandergelagert.

Unter der Längsfaserlage findet sich nun endlich noch eine vollkommen deutlich ausgeprägte, wenn auch nicht leicht und nur an ganz flächenhaften Schnitten sichtbare Diagonalfaserlage. Sie scheint im Hinterleibe stärker entwickelt zu sein, als im Vorderkörper, da sie in dem ersteren meist leichter zu erkennen ist. Es sind Fasern von ungefähr derselben Dicke, wie die der Ringfaserlage, doch ist diese Dicke nicht constant, da sich in den Verlauf einer Faser gar nicht selten spindelförmige Verdickungen einschieben, die offenbar Contractionscentren repräsentiren. Die Entfernung der einzelnen Fasern von einander wechselt in weiten Grenzen, und manchmal gelingt es sogar auf

grössere Strecken nicht, sie nachzuweisen. Einzelne unter ihnen sind möglicherweise schon von Leuckart gesehen worden, da er von vereinzelten und spärlichen „querverlaufenden" Fasern im Inneren der Längsmuskelschicht spricht, diese aber auf eine Ringfaserlage bezieht. Ebenso haben Lortet und Vialleton Diagonalfasern bemerkt; dieselben sind nach ihnen bei dem Weibchen peu nombreuses und werden in einer beigegebenen Figur (14 Pl. III) auch als ganz vereinzelte und isolirt verlaufende Elemente gezeichnet. Die Existenz einer besonderen und wohl individualisirten Diagonalfaserlage ist also von ihnen nicht erkannt worden.

Fassen wir nunmehr das über den Hautmuskelapparat des Weibchens neu Beobachtete kurz zusammen, dann ergiebt sich, dass derselbe sich zusammensetzt aus einer dicht unter der Haut hinziehenden, sehr feinen Ringfaserlage; darauf folgt nach Innen eine ansehnlicher entwickelte longitudinale Faserschicht, und ganz zu innerst endlich ein zwar feines und nicht allenthalben regelmässiges, aber doch geschlossenes Diagonalfasersystem; mit einem Worte, der Hautmuskelapparat des Bilharziaweibchens zeigt keinerlei Abweichungen von dem, wie wir ihn als die Regel bei den Distomen finden.

Was nun das Männchen anbelangt, so hat Leuckart bereits festgestellt, dass dessen so ungleich complicirterer Muskelschlauch sich auf die einfacheren Verhältnisse des Weibchens zurückführen lässt. Dieser Satz bleibt durchaus zu Recht bestehen, auch wenn wir die eben mitgetheilten neuen Thatsachen mit in Betracht ziehen. Ehe ich auf eine Schilderung meiner Befunde über den Aufbau des Muskelapparates beim Männchen eingehe, mögen zunächst einige Bemerkungen über den Bau der Muskelfibrillen selbst Platz finden. Dieselben sind hohl, wie Leuckart ganz richtig gesehen hat. Ihre Dicke wechselt aber meinen Beobachtungen nach nicht unbeträchtlich und zwar so, dass bei den dicksten der äussere contractile Saum am dünnsten ist, während bei den zarteren Fasern eben dieser Mantel contractiler Substanz bedeutend dicker erscheint. Dieses Verhältniss geht soweit, dass bei manchen Würmern die Fasern zum Theil gar nicht mehr hohl, sondern vollkommen solid erscheinen. Es hat mir manchmal direct den Anschein erweckt, als ob die hohlen

Muskelfibrillen gar keine normalen Bildungen seien, sondern pathologische Zustände darstellen; dem ist andererseits aber entgegenzuhalten, dass wir bei einer ganzen Anzahl anderer Trematodenformen (Temnocephala nach Brandes, viele Amphistomeen nach eigenen Beobachtungen) ebensolche hohle Fasern als unzweifelhaft normale Bildungen kennen, und ich möchte deshalb der oben geäusserten Vermuthung keinen grösseren Werth beimessen. Lortet und Vialleton geben nun an, diese hohlen Muskelfasern ebenfalls gesehen zu haben; sie sollen sich (l. c. pag. 24) auf dem Schnitte als Ringe contractiler Substanz darstellen, die einen hellen Hohlraum umgeben; die contractile Substanz soll aber ringsum nicht von gleicher Dicke sein, sondern gewöhnlich die Form eines stark gefärbten Halbmondes darbieten. Als solche sind die Faserquerschnitte auch auf den Abbildungen dargestellt (z. B. Fig. 25, Pl. VI); sie besitzen hier aber zugleich auch einen Durchmesser, der doppelt so gross ist, als der der stärksten gewöhnlichen Fasern (die in der überwiegenden Mehrzahl nicht hohl gezeichnet sind) und genau gemessen den zwölften Theil der grössten Dicke des gesammten Körpers repräsentirt. Da nun diese Abbildungen, wie Lortet und Vialleton selbst hervorheben, so ungemein genau sind, so lässt sich aus den angeführten Grössenverhältnissen wohl der Schluss ziehen, dass die Autoren etwas für Muskeln gehalten haben, was keine Muskeln sind. Damit erklärt sich zunächst auch ihre falsche Angabe über die Anordnung der contractilen Substanz, die bei den wirklichen Muskelfibrillen niemals vorkommt, und es erklären sich weiter auch ihre gänzlich unzutreffenden Angaben über die Verbreitung dieser Muskeln, auf die wir gleich zurückkommen werden. Ich will noch erwähnen, dass es, der Grösse, dem Aussehen und der Lage der Pseudo-Muskeln in den Lortet'schen Abbildungen nach, wahrscheinlich feinere Excretionscanäle gewesen sind, welche die erfahrenen Bilharziaforscher getäuscht haben.

Nunmehr zum Aufbau des Muskelapparates selbst! Wie bei dem Weibchen, so folgt auch bei dem Männchen auf die äussere Haut nach Innen zu zunächst eine feine Ringmuskellage, bestehend aus einer einfachen Reihe sehr feiner und dicht nebeneinander hinziehender Fibrillen (*RM* Fig. 2, 6, 11, 12. etc. Taf. I und II). Dieselben sind ohne Schwierigkeit zu erkennen

im Vorderkörper; im Hinterkörper, d. h. also, vom Beginne des Canalis gynaecophorus an, werden sie bedeutend zarter (Fig. 11, 12), lassen sich aber auf dem Rücken bei Anwendung genügend starker Systeme stets noch vollkommen deutlich erkennen. Schwieriger liegen die Verhältnisse auf der Bauchseite, da es mir hier in einigen Fällen nicht gelungen ist, sie mit aller Sicherheit zu erkennen; in anderen Fällen waren sie dagegen so bestimmt nachzuweisen, dass ihre Existenz auch an dieser Stelle als unzweifelhaft zu betrachten ist.

Unter diesen Ringfasern folgen sodann die Längsfasern, die von Leuckart und ebenso von Lortet und Villeton als äusserste Schicht des Muskelschlauches betrachtet wurden. Ich habe in Bezug auf ihr Verhalten den Angaben Leuckart's wenig hinzuzufügen. In dem vordersten, direct auf den Mundsaugnapf folgenden Körpertheile liegen sie noch in einfacher Reihe nebeneinander. Das ändert sich jedoch schon ziemlich bald; es lagern sich mehrere Schichten unregelmässig übereinander, und schon vor dem Fusse des Bauchsaugnapfes haben wir eine je nach der Contraction des Körpers 0,006—0,009 mm dicke und aus 3—5 Lagen von Fasern bestehende Schicht, die an der Bauchseite nur wenig dünner ist, als auf dem Rücken. Dieser hier erst angedeutete Gegensatz in der Ausstattung der beiden Körperseiten wird nun sehr ausgesprochen mit der Bildung der Seitenlappen und des Canalis gynaecophorus. Auf der Bauchseite kehren von diesem Punkte an die Längsmuskeln wieder zu einer einschichtigen Gruppirung zurück; sie bilden hier aber stets und ausnahmslos eine nirgends unterbrochene, continuirliche und gleichmässige Schicht; die Angabe Lortet's von Unregelmässigkeiten und Continuitätstrennungen in der ventralen Längsfaserlage beruhen zweifellos auf Irrthum. Im Gegensatze zur Bauchseite schwellen auf der Rückenseite die Längsmuskeln mächtig zur Bildung jener bekannten muskulösen Rinde an. Erst in unmittelbarer Nähe des Körperendes nimmt die Dicke dieser Rinde wieder ziemlich plötzlich ab (Fig. 8, Taf. I) und es bleibt zuletzt eine einfache Faserlage übrig, die in die der Bauchseite übergeht. Auch in der Nähe der Seitenränder des Körpers wird diese Längsfaserschicht ziemlich unvermittelt dünner und geht an dem Rande selbst in die einfache Längsfaserlage der Bauchseite über.

Was die Zusammensetzung der contractilen Rücken-

schicht im Besonderen anlangt, so sind hier noch einige Einzelheiten der Erwähnung werth, die den bisherigen Beobachtern entgingen. Zunächst mag mehr beiläufig darauf hingewiesen sein, dass die Angabe Leuckart's, die Längsfaserlage des Rückens nehme reichlich den dritten Theil der Körperdicke und noch mehr in Anspruch, für Bilharzia haematobia keine Geltung hat. Die betreffende Angabe bezieht sich augenscheinlich auf die muskelkräftigere Bilharzia crassa; bei B. haematobia hat die dorsale Längsfaserlage ungefähr ein Viertel der Körperdicke oder noch etwas weniger im Durchmesser; geringe Aenderungen können übrigens durch Contractionsverhältnisse auch hier bedingt werden. Dass die einzelnen Muskelfasern sich spalten und auf diese Weise mit einander in Verbindung treten, hat schon Leuckart beobachtet; die Verzweigung ist sogar, wie man auf günstigen Präparaten sieht, eine ziemlich reichliche und es kommt so zu einer ausgedehnten Anastomosenbildung. Daneben zeigen aber die einzelnen Muskelfibrillen selbst noch eine ganz characteristische und augenscheinlich bedeutsame Anordnung, die ich bis jetzt nirgends erwähnt finde. Sie verlaufen nämlich mit wenigen Ausnahmen nicht parallel zur Oberfläche des Körpers, sondern treten in kurzen, im übrigen aber wechselnden Intervallen an die Haut heran, um sich hier zu inseriren. Der zwischen zwei solchen Insertionspunkten gelegene Theil der Faser ist halbmondförmig gekrümmt (Fig. 13, Taf. II). Die Insertionspunkte der einzelnen Fasern liegen, soweit ich habe sehen können, ohne jede Regel angeordnet; immerhin aber ergiebt sich auf die geschilderte Art und Weise eine gewissermaassen segmentale Zusammensetzung der Muskelfasern, die an die der Arthropoden erinnert, und der ganz augenscheinlich die starke Einrollungsfähigkeit des Körpers nach der Bauchseite zu danken ist. Liefen diese dorsalen Muskeln als einheitliche und selbstständige Schicht durch die gesammte Länge des Körpers, so ist ohne weiteres einzusehen, dass sie bei einer Zusammenziehung die Rückenseite des Wurmkörpers verkürzen, also eine Krümmung nach der Rückenseite hervorbringen müssten. Durch die wiederholte Insertion an der Haut, durch das Entstehen einzelner Segmente also, und durch den nach innen gebogenen und von dem umgebenden Parenchym in dieser Lage fixirten Verlauf der Fasern zwischen den Fixationspunkten wird dagegen gerade der

umgekehrte Erfolg erzielt. Jedes einzelne Muskelstück wirkt entsprechend z. B. den Flexoren in den Gelenken der Arthropoden, und die Anastomosirung der Muskelfasern untereinander dient augenscheinlich zur gleichmässigen Vertheilung des Effectes auf die gesammte Rückenfläche. So setzt also diese contractile Längsfaserschicht des Rückens unsere Bilharzia in die Lage, sich uhrfederartig nach der Bauchseite einzurollen; dass die Bilharzia crassa nach Leuckart stärker und kräftiger in dieser Weise sich einrollt, stimmt sehr wohl überein mit der stärkeren Entwicklung ihrer Rückenmuskulatur.

Unter der Längsfaserlage findet sich nun im ganzen Körper des Bilharziamännchens noch eine wohl ausgebildete, an einzelnen Stellen freilich nicht ohne weiteres als solche erkennbare Diagonalfaserlage. Im Vorderkörper des Männchens wurden Fibres obliques bereits von Lortet und Vialleton gesehen; dass dieselben hier aber eine selbstständige und zusammenhängende Schicht des Hautmuskelschlauches repräsentiren, scheinen die Autoren wiederum nicht bemerkt zu haben; wenigstens findet sich in ihrer Arbeit davon keinerlei Andeutung. In der That ist aber die Diagonalfaserschicht im Vorderkörper der männlichen Bilharzia in vollkommen typischer Weise ausgebildet (Fig. 2, Taf. I, Fig. 10, Taf. II). Die einzelnen Fibrillen haben eine Dicke von kaum mehr als 0,0006 mm und stehen 0,0075 bis 0,0113 mm von einander ab; die letzteren Maasse werden übrigens, wie auch die Richtung der Fasern selbst, durch die Contractionsverhältnisse des Vorderkörpers mannigfach verändert.

Diese Diagonalfaserlage setzt sich nun ohne jedwede Unterbrechung auch auf den Hinterkörper fort, um erst gegen das Schwanzende hin allmählich schwächer zu werden und in dessen unmittelbarer Nähe schliesslich augenscheinlich ganz aufzuhören. Jedenfalls habe ich hier nichts Bestimmtes von einer regelrechten Faserschicht mehr auffinden können. In Bezug auf ihr Aussehen nimmt unsere Muskelschicht im Hinterkörper aber ein etwas differentes Aussehen an. Am leichtesten ist sie noch zu erkennen auf dem Rücken, wo sie die Längsfaserlage gegen das darunterliegende Parenchym abgrenzt (Fig. 4, Taf. I). Es ist also, wie schon Leuckart durchaus richtig angiebt, diese Faserlage scharf von dem Parenchym geschieden, und sie ist auch constant von diesem geschieden,

und wir haben somit ein fundamentales Verhalten vor uns. Lortet und Vialleton freilich sind hierin anderer Ansicht; in nombre de cas haben sie die Trennungslinie zwischen dorsaler Längsmuskulatur und Parenchym nicht gefunden; es soll dann vielmehr die Muskellage ganz allmählich in das Parenchym übergehen (l. c. pag. 25). Nach dem, was ich an meinen Präparaten überall und ausnahmslos gesehen habe, kann ich diese Angaben nicht bestätigen; trotz der so sehr gerühmten Peinlichkeit ihrer Untersuchungen haben die Herren Lortet und Vialleton hier entweder ungenügend beobachtet oder das Beobachtete nicht zu deuten verstanden. Allerdings springt, namentlich auf Querschnitten und ebenso auch auf Längsschnitten, diese Faserlage nicht sofort in die Augen, und man muss schon etwas genauer hinsehen, um sie zu erkennen; vorhanden ist sie aber trotzdem. Es ist auch durchaus falsch, dass nach den französischen Autoren die Längsmuskellage des Rückens allmählich gegen die Bauchseite hinab aufhören soll; dieselbe ist in Wirklichkeit so scharf begrenzt, wie nur irgend denkbar, und zwar eben durch die Diagonalfaserschicht. Unterhalb dieser letzteren ist, was man auf Schnitten nach allen 3 Richtungen des Raumes in ganz der nämlichen Weise feststellen kann, keine einzige Längsfaser mehr vorhanden bis zu der Längsfaserlage der Bauchseite. Da nun auch das Aussehen der von Lortet und Vialleton unterhalb der Diagonalmuskeln gezeichneten (cf. Fig. 24, Pl. V ihrer Arbeit) sogenannten Muskelfasern ein solches ist, wie es von wirklichen Muskelfasern nie zur Schau getragen wird, so ergiebt sich ohne grosse Schwierigkeit der Werth der von ihnen entdeckten neuen Thatsache!

Die Entscheidung, dass wir es in der unterhalb der muskulären Rindenschicht des Rückens hinziehenden Querfaserlage mit Diagonalmuskeln zu thun haben, ist nicht ganz leicht und gelingt am besten bei lang ausgestreckten Thieren. Hier kreuzen sich nämlich die einzelnen Fasern unter einem Winkel, der merklich geringer ist, als 180°; bei Individuen, die sich stark zusammengezogen haben, wächst dieser Winkel dagegen und nähert sich bis auf einen kleinen Unterschied dem Werthe eines gestreckten, so dass die einzelnen Fasern dann auf den ersten Blick rein querverlaufende zu sein scheinen; als solche sind sie denn auch von Leuckart, der sie zuerst bemerkt hat, aufgefasst worden.

Eine genaue Untersuchung guter Frontalschnitte, die den Rücken treffen, lehrt aber auch in dem Falle starker Contraction des Körpers bald, dass hier nicht reine Quer-, sondern Diagonalfasern vorliegen; an Sagittalschnitten kann man überdies den glatten Uebergang der unverkennbaren Diagonalfasern des Vorderkörpers in die des Hinterkörpers nachweisen.

Während auf der Rückenseite die sich kreuzenden Diagonalfasern stets noch einen, wenn auch oft einem flachen sehr nahe kommenden Winkel mit einander bilden, werden sie an der Bauchseite mit dem Beginne des Hinterkörpers, d. h. von dem Anfange des Canalis gynaecophorus an, reine Querfasern; sie repräsentiren die schon von Leuckart beobachtete und beschriebene, starke innere Ringfaserschicht der Bauchseite. Auf gut getroffenen sagittalen Längsschnitten kann man diesen Uebergang ohne Schwierigkeit verfolgen (Fig. 7, Taf. I); ausserdem stimmen unsere Querfasern auch durch ihre Schichtung noch mit den echten Diagonalfasern überein. Die einzelnen Fibrillen liegen dicht gedrängt und vollkommen parallel neben einander; im übrigen habe ich dem, was wir über sie bereits wissen, nichts Wesentliches weiter hinzuzufügen.

Ueberblicken wir nun die hier geschilderten Thatsachen noch einmal, so ergiebt sich, dass bei Bilharzia Weibchen und Männchen in Bezug auf den Bau und die Zusammensetzung ihres Hautmuskelschlauches nicht nur principell unter einander, sondern auch mit den übrigen Trematoden, speciell den Distomeen, übereinstimmen. Sie besitzen zu äusserst eine Ringmuskulatur, darunter eine Längsfaser- und zu innerst schliesslich eine Diagonalfaserlage; beim Männchen zeigen in Folge der eigenthümlich veränderten Körpergestalt alle 3 Schichten Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten, ohne dass aber dabei der ursprüngliche Aufbau selbst verwischt würde.

Die Thatsache nun, dass dem so ist, dass die Innenfläche des Canalis gynaecophorus von einem Hautmuskelschlauche gebildet wird, der dem der Körperoberfläche nicht nur völlig gleich gebaut ist, sondern auch die directe Fortsetzung desselben darstellt, veranlasst mich zu der weiter oben (pag. 10) ausgesprochenen Schlussfolgerung, nämlich der, dass der Canalis gynaecophorus als durch ventrale Einrollung eines in eigenthümlicher Weise verbreiterten Hinterleibes, nicht aber als eine besondere Bildung, wie etwa eine Aushöhlung oder ähnliches aufzufassen sein dürfte.

C. Parenchymmuskeln.

Bilharzia besitzt nur eine einzige Art von Parenchymmuskeln, diese dafür aber auch in ganz ungewöhnlicher Menge; es sind die von allen Autoren gemeldeten Dorsoventralmuskeln. Sie stehen stets ungefähr senkrecht auf der Bauch- und Rückenfläche und daher kommt es, dass sie unter sich nicht parallel, sondern mehr oder minder radiär angeordnet liegen (Fig. 12, Taf. II). Letzteres kommt am deutlichsten zur Anschauung auf Querschnitten durch Individuen mit stark eingerollten Seitenlappen. Dass diese Parenchymfasern nicht unbeträchtlich dünner sind, als die Muskeln des Hautmuskelschlauches, hat Leuckart bereits betont; während ich diese Angabe also bestätige, bin ich in Bezug auf einige weitere Punkte aber zu einer etwas abweichenden Ueberzeugung gelangt. Zunächst sind, soweit ich habe sehen können, die Parenchymmuskeln in der allergrössten Mehrzahl einfach und unverästelt, während Leuckart ihnen „in Menge abgehende, feine Seitenäste" zuschreibt, die „mit ihren Verzweigungen der zwischenliegenden Leibessubstanz ein maschiges Aussehen geben" (l. c. pag. 479). Ich habe schon weiter oben (pg. 27) betont, dass ich die Existenz wirklich verzweigter Muskelfasern nicht gänzlich leugnen will; in den meisten Fällen scheint mir aber der Anschein einer Verästelung durch die mitgeschnittenen Wände der Parenchymzellen hervorgebracht zu werden, die dicht und fest den zwischen ihnen hindurchtretenden Fibrillen sich anlagern. Sehr oft laufen weiterhin zwei oder mehrere Fasern eine Strecke weit unmittelbar neben- oder übereinander hin, um erst später sich zu trennen; auch dadurch kann der Anblick einer Verzweigung hervorgebracht werden. Die Parenchymfasern spannen sich, wie wir wissen, zwischen Bauch- und Rückenseite aus und endigen in ihrer unmittelbaren Nähe. Dass sie nicht an die Cuticula selbst herantreten, habe ich für andere Formen schon früher wahrscheinlich zu machen versucht; in der That sieht man sie auch bei der Bilharzia nirgends mit voller Sicherheit direct an die Haut sich ansetzen, sie endigen vielmehr augenscheinlich im Parenchym zwischen den Fasern des Hautmuskelschlauches. Wenn ich nun auch nicht ganz in Abrede stellen will, dass einzelne von ihnen mit der Diagonalfaserlage in Verbindung treten, so sieht man doch an günstigen Präparaten die meisten mehr oder minder tief in die

dorsale Längsmuskellage eintreten und in dieser in der Nähe der Haut aufhören (Fig. 6, Taf. I). Unsere Parenchymfasern dürften somit nicht wohl als Ausläufer der Diagonalmuskeln anzusehen sein, sondern als selbständige Elemente, wie bei den übrigen Trematoden.

Einzelne der Parenchymfasern zeigen endlich ganz unzweifelhafte Kerne, eine Thatsache, die wiederum Leuckart zuerst festgestellt hat. Nur liegen dieselben nicht innerhalb der dorsalen Längsfaserlage, sonderen vorzugsweise im Innern des Parenchyms; eine Verwechselung mit Kernen der Parenchymzellen ist hier absolut ausgeschlossen (cf. Fig. 5, 6, Taf. I), einmal weil diese letzteren niemals die langgestreckte, spindelförmige Gestalt der echten Muskelkerne aufweisen, sondern vor allem deshalb, weil man in einzelnen, allerdings nicht häufigen Fällen, die von den Kernen ausgehenden Fasern auf längere Strecken verfolgen und so ihre Natur als Muskelfasern feststellen kann. Im Uebrigen steht dieser Fund durchaus nich vereinzelt da, da man nicht nur bei Trematoden, sondern vor allem bei diversen Cestoden (Leuckart, Hamann etc.) an den Parenchymmuskeln unzweifelhaft kernhaltige Anschwellungen beobachtet hat. Auffällig bleibt dabei nur, dass es bis jetzt nicht hat gelingen wollen, bei erwachsenen Formen dieselbe Ausstattung auch an den Elementen des Hautmuskelschlauches nachzuweisen.

Das bis jetzt über die Parenchymmuskulatur der Bilharzia Mitgetheilte bezieht sich nun ausschliesslich auf das Männchen; bei dem Weibchen ist es mir nicht geglückt, an irgend einer Stelle zweifellose Parenchymmuskeln aufzufinden. In den 9 Individuen, die ich in Schnitte nach den 3 Richtungen des Raumes zerlegt untersucht habe, weist das Parenchym seinen rein netzförmigen oder schwammigen Bau auf, und höchstens da, wo massigere Organe in dasselbe eingelagert sind, erhält es in der unmittelbaren Nachbarschaft dieser Organe ein fibrilläres Gepräge. Dieser Umstand besitzt aber nach dem, was wir von den verwandten Arten kennen, nichts Auffälliges mehr; er dürfte vor allem nicht dazu angethan sein, in dieser Structur des Parenchyms etwas Principielles zu sehen. Echte Parenchymmuskelfasern sind jedenfalls in diesem fibrillären Parenchym nicht zu erkennen, und noch weniger finden sich Spuren von solchen in dem normalen Parenchym (cf. die sämmtlichen Figuren der Tafel III). Aus

diesem Grunde muss ich dem Weibchen, abweichend von Leuckart, den Besitz typischer Parenchymmuskeln absprechen, natürlich dass dieselben dann auch nicht an die inneren Organe sich ansetzen und als Dilatatoren derselben wirken können (cf. Leuckart l. c. pag. 476). Das letztere dürfte im übrigen schon von vorne herein als überflüssig erscheinen, indem, wie wir bald sehen werden, Oesophagus sowohl wie Darm ihre eigene, typische Muskulatur besitzen.

Darmapparat.

Weibchen. Die anatomischen Verhältnisse des Darmcanales beim Weibchen sind bereits von Bilharz in seiner ersten kurzen Beschreibung im Wesentlichen richtig dargestellt worden; vor allem betonte Bilharz das Fehlen eines besonderen Pharynx. In der ersten Auflage seines Parasitenwerkes spricht sich Leuckart über diesen letzteren Punkt nicht näher aus, berichtet aber weiter, dass der hintere, unpaare Theil des Darmrohres meist etwas spiralig gewunden sei (l. c. pag. 618). Die ersten eingehenderen Angaben über den Bau des Darms rühren von Fritsch her. Nach ihm soll der Darm direct hinter dem Munde zu eine pharyngeale Erweiterung in Form eines Pokales zeigen, der eine dürftige Muskulatur besitzt; noch dürftiger ist dieselbe an den folgenden Abschnitten, doch werden speciellere Angaben hierüber nicht gemacht. Dicht über dem Bauchsaugnapfe theilt sich der Darm in die beiden Schenkel, die sich unmittelbar hinter dem Eierstock wieder vereinigen und nunmehr als gemeinsamer und undeutlich spiralig gedrehter Canal bis gegen das Hinterleibsende ziehen. Nach der Vereinigung erkennt man muskulöse Ringfasern um die Tunica propria des Darms; das unregelmässig entwickelte Epithel trägt Auflagerungen von körnigen Protoplasmafäden, die zu Bündeln verkleben, doch werden anhängende, von dem verdauten Inhalte herrührende Tröpfchen nicht gefunden (l. c. pag. 209). Blanchard wiederholt in der Hauptsache die Angaben von Fritsch; er erwähnt den weiten, pokalförmigen und mit schwacher Muskulatur ausgestatteten Pharynx und lässt den unpaaren Theil des Darmes ebenfalls schwach spiralig gewunden sein (l. c. pag. 47). Chatin spricht ebenfalls von einem ziemlich entwickelten, wenn auch wenig muskulösen Pharynx; durch die Theilung des Oesophagus entsteht nach ihm der Magen mit

seinen zwei Branches gastriques, die sich schliesslich wieder vereinigen; an dieser Stelle inserirt sich ein petit caecum médian, das er intestin zu nennen vorschlägt. Seine schwache Entwickelung etc. erlaube freilich nicht, ihm einen grösseren functionellen Werth beizulegen (!).

Eine vielfach erweiterte und berichtigte Schilderung des Darmcanales und seines Baues finden wir in der zweiten Auflage von Leuckart's Parasitenwerk (l. c. pag. 481 ff.); da wir auf die histologischen Einzelheiten später noch zu sprechen kommen werden, so sei hier nur das Anatomische aus Leuckart's Darstellung kurz angeführt. Leuckart weist zunächst, zum ersten Male seit Bilharz Zeiten, die Angaben über die Existenz eines muskulösen Pharynx bei der Bilharzia zurück; er erkennt die wirkliche Form des Oesophagus und seine sehr charakteristische Verbindung mit dem eigentlichen Darm; er entdeckt das eigenthümliche Drüsenlager im Umkreise der Speiseröhre und beschreibt Parenchymmuskeln, welche an den Oesophagus sich ansetzen und so als Dilatatoren desselben wirken sollen. Ferner wird darauf hingewiesen, dass bei dem Weibchen die Theilung des Oesophagus in die Darmschenkel erst hinter dem Bauchsaugnapf erfolge, ein Verhalten, welches Chatin und Fritsch übersehen hätten; der Enddarm zieht schliesslich in leichten Spiralwindungen bis in die Nähe des Hinterendes.

Lortet und Vialleton fügen diesen Angaben Leuckart's, was das Anatomische anlangt, kaum etwas Neues hinzu; sie rechnen die trichterförmige Höhlung des Mundsaugnapfes dem Verdauungscanal zu und betrachten es als eine structure particulière, dass diese von der äusseren Cuticula bekleidet ist. Das perioesophageale Zellenlager wird ebenfalls beschrieben, doch sollen einzelne von dessen Elementen „möglicherweise Nervenzellen“ sein; eine Angabe, in der man unschwer eine Concession an die von Fritsch früher vertretenen Ansichten erblicken kann. Sie beobachten ferner Dilatatormuskeln am Oesophagus und schreiben dem Darm je nach dem Contractionszustande des Thieres einen bald gestreckten, bald leicht spiralig gewundenen Verlauf zu (l. c. pag. 30 f.).

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen kann ich nun, was das anatomische Verhalten des Darms anlangt, die Angaben Leuckart's bis auf einige Kleinigkeiten bestätigen. Es fehlt

zunächst ein muskulöser Schlundkopf; der Oesophagus hat vielmehr von seinem Beginne im Grunde des Mundtrichters an bis zu seiner Theilung in die Darmschenkel ganz die gleiche Beschaffenheit. Er besitzt bei den erwachsenen Weibchen eine Länge bis zu 0,2 mm und zeigt in allen Fällen eine doppelte Anschwellung, jede von spindelförmiger Gestalt, die durch eine leichte Verengung von einander geschieden sind. Die letztere liegt stets an der Stelle, wo das Nervensystem den Darm überbrückt, und ist allem Anscheine nach eine constante Eigenthümkeit des Oesophagus. Von den beiden Erweiterungen ist die hintere, die dem Uebergange in die Darmschenkel unmittelbar voraufgeht, stets die grössere, auch wenn keine Ansammlung von Nahrungsstoffen in ihr anzutreffen ist; sie misst in den meisten meiner Präparate 0,015 mm. Die Theilungsstelle des Darms wird von Leuckart im ausdrücklichen Gegensatze zu Chatin und Fritsch, hinter den Bauchsaugnapf verlegt, während sie nach den genannten Autoren vor demselben oder wenigstens auf der Höhe desselben gelegen sein sollte. Bei der bestimmten Art und Weise, in der Leuckart seine Angabe macht, kann an dem beobachteten Factum natürlich nicht gezweifelt werden; ein normales Verhalten dürfte die Theilung des Darms hinter dem Bauchsaugnapfe aber kaum darstellen, denn ich habe dieselbe bei den von mir untersuchten 9 Weibchen kein einziges Mal beobachten können. Ueberall lag vielmehr die in Rede stehende Stelle vor der Mitte des Bauchsaugnapfes, so dass auf einem durch die letztere gehenden Schnitte stets bereits beide Darmschenkel gänzlich isolirt getroffen waren, wie es auch in Fig. 21, Taf. III zu sehen ist. Ueber den weiteren Verlauf der Darmschenkel stimmen meine Beobachtungen mit denen der älteren Autoren überein. Die Darmschenkel, die im Vorderkörper noch eine recht geringe Weite haben, nehmen nach hinten allmählich an Caliber zu, doch hängen diese Verhältnisse sehr von den jeweiligen Füllungszuständen ab. Die ansehnlichste Weite hat der unpaare Theil des Darms, von dem ich mir nicht recht erklären kann, wie so ihn Chatin klein und unbedeutend nennen konnte. Da er im Durchschnitt, bei erwachsenen Weibchen wenigstens, die doppelte Länge und den 6—8 fachen Querdurchmesser (es sind dies natürlich nur Mittelzahlen!) der paarigen Schenkel aufweist, so umfasst er 40—60 mal so viel Raum als diese, und das

braucht man nicht gerade als unbedeutend zu bezeichnen. Alle Autoren sind im übrigen darin einig, dem unpaaren Endtheile des Darmes einen leicht spiralig gewundenen Verlauf zuzuschreiben, der nach Lortet und Vialleton weiter eine Folge der Contraction des Thierkörpers sein soll. Das letztere ist nun ganz bestimmt nicht der Fall, wenigstens habe ich unter einer grossen Zahl Weibchen auch im ausgedehnten Zustande keines mit völlig glattem und geradem Darme gesehen. Aber auch die Existenz von Spiraltouren im Verlaufe des Darmrohres kann ich nicht zugeben. Beobachtet man ganze Thiere, so sieht man alle Theile desselben durchaus auf dem gleichen Niveau, und ganz das gleiche Resultat ergiebt sich auch bei der Untersuchung von Serienquer- und sagittalen Längsschnitten, wo der Durchschnitt des Darmes stets gleichweit von der ventralen Körperwand entfernt bleibt. So könnte man ihm höchstens einen in einer Ebene zickzackförmigen Verlauf vindiciren; noch wahrscheinlicher dünkt es mir aber, dass wir es hier mit ganz kurzen und sehr regelmässig alternirenden Seitenzweigen zu thun haben, die nur durch die starke Füllung mehr oder minder verwischt werden. Bei der Untersuchung ganz junger Weibchen, die erst wenig Inhalt in ihrem Verdauungstrakt aufweisen, kommt dagegen dieser Bau viel deutlicher zum Ausdruck [1]).

Da die histologische Structur des Darmes bei Weibchen und Männchen durchaus die gleiche ist, so wird sich dieselbe auch am besten für beide Geschlechter gemeinsam besprechen lassen. Werfen wir deshalb zuvörderst noch einen Blick auf die anatomischen Verhältnisse unseres Organsystems bei dem

Männchen. Auch hier ist es Leuckart gewesen, welcher uns in der zweiten Auflage seines Parasitenwerkes zum ersten Male ein genaueres Bild von der Topographie des Verdauungstraktes entworfen hat, nachdem schon vorher Fritsch (l. c. pag. 216) darauf hingewiesen, dass auch bei dem Männchen hinter der Keimdrüse eine Vereinigung der beiden Schenkel stattfindet, wie bei dem Weibchen. Leuckart erkennt nun zunächst, dass diese erste Wiedervereinigung nicht, wie Fritsch angiebt, nahe hinter der Keimdrüse, sondern erst kurz vor der

---

1) So z. B. in dem von mir Faune paras. de l'Egypte, l. c. Pl. XI, Fig. 109 abgebildeten Thiere.

Körpermitte stattfindet, dass sie weiterhin auch noch nicht die definitive ist, sondern dass auf dieselbe von Neuem Trennungen und dann Wiedervereinigungen stattfinden können bis zu drei oder vier Malen. Da bei einem zweiten Männchen, das er untersuchte, Abweichungen in Bezug auf das Verhalten der Darmschenkel sich zeigten, so kommt er bereits auf die Vermuthung, dass „das Verhalten der männlichen Darmschenkel bei der Bilharzia haematobia nicht überall genau das gleiche sei“ (l. c. pag. 485 f.), wohingegen bei der Bilh. crassa Aehnliches nicht zu beobachten war. Lortet und Vialleton verlegen die erste Vereinigung der Darmschenkel noch weiter nach hinten, bis vers la partie postérieure du corps; es folgen auf diese Verschmelzung noch bis zu drei und vier Malen Trennungen und Wiedervereinigungen dicht aufeinander, theilweise durch Anastomosen, sodass schliesslich der unpaare Theil des Darmes nur ganz kurz ist (l. c. pag. 33 u. Pl. II, Fig. 8).

Wie man sieht, lauten also die Angaben über die Configuration des Darmcanales bei dem Männchen ziemlich abweichend und theilweise sogar einander direct widersprechend. Der Grund hiervon ist nun einfach der, dass unser Organsystem in der That in den verschiedenen Individuen ein ausserordentlich wechselndes Verhalten zeigt, so wechselnd, dass es wahrscheinlich schwer sein dürfte, überhaupt zwei Individuen zu finden, bei denen es genau die gleichen Verhältnisse aufwiese. Hierbei ist allerdings, wie ich gleich betonen will, von dem Darmapparate als Ganzem der Oesophagus auszunehmen. Zwar zeigt auch dieser in den einzelnen Individuen des Wurmes ein recht wechselndes Aussehen, es lässt sich bei ihm aber eine Normalform ohne weiteres erkennen. Dieselbe ist bereits von Leuckart charakterisirt worden; die Speiseröhre zeigt, wie beim Weibchen, constant zwei Erweiterungen, die an derjenigen Stelle, wo das Nervensystem über sie hinwegzieht, durch einen deutlich und regelmässig verengten Abschnitt verbunden sind. In Bezug auf ihre Weite wechseln die beiden Erweiterungen recht beträchtlich, indessen lässt sich wiederum constant beobachten, dass die hintere von beiden die mächtigere ist (cf. Fig. 1, *A—D*, Taf. I). Während ich die vordere nicht weiter als 0,05 mm gefunden habe, besitzt die hintere ein Lumen von gelegentlich 0,07 mm, ist in anderen Fällen aber auch nur 0,06 mm weit.

Vor ihrem Eintritt in den gabeligen Darm verengt sie sich unter allen Umständen wieder; in einzelnen Fällen gehen ihre Wände dann glatt in die des Magendarmes über, in anderen bilden sie bei diesem Uebergange einen zapfen- oder muttermundartigen Vorsprung; letzteres Verhalten ist bereits von Leuckart beobachtet worden, repräsentirt aber keinen constanten Charakter.

Was nun die Darmschenkel anlangt, so bezieht sich die oben aufgestellte Behauptung von dem ausserordentlich wechselnden Verhalten des Darmes auf sie. Ich habe zum Beweise dieser Behauptung in der Figur 1, Taf. I vier beliebige Individuen aus meinen Präparaten abgebildet, bei denen sich der Darm leicht und auch in seinen Einzelheiten mit Sicherheit beobachten liess. In *A* bleiben die beiden Darmschenkel verhältnissmässig sehr lange getrennt, ähnlich, wie es Lortet und Vialleton beschreiben, nämlich bis zu 5 mm hinter der Theilungsstelle, das ist in unserem Falle 0,7 mm der Gesammtlänge. Diese erste Vereinigung erfolgt nicht durch directes Zusammentreten der Schenkel selbst, sondern durch eine Queranastomose, wie das sehr häufig vorkommt. 0,25 mm hinter der Anastomose erfolgt dann die definitive Verschmelzung der Schenkel zu einem unpaaren Darm, der noch 1,5 mm Länge besitzt und 0,5 mm vor der Schwanzspitze endigt. Auch in *B* liegt die erste Verbindung der Darmschenkel noch ziemlich weit hinter dem Uebergange des Oesophagus in den Magendarm, nämlich nicht ganz 4 mm, bei 7,5 mm Totallänge des Wurmes. Die erste Communication erfolgt durch eine sehr dünne Anastomose; 0,17 mm dahinter folgt eine zweite und noch 0,4 mm weiter treten die Darmschenkel dann zu einem einfachen Canale zusammen. Dieser spaltet sich jedoch später noch zweimal auf immer kürzere Strecken in gesonderte Canäle, das erste mal auf 0,35 mm in einer Entfernung von 0,9 mm hinter der hervorgehenden Verschmelzungsstelle, das zweite mal auf nur 0,12 mm 0,2 mm hinter der zweiten Vereinigung. Das letzte, unpaare Darmstück ist hier 0,6 mm lang und endigt 0,23 mm vor der Schwanzspitze. In *C* liegt die erste Verbindung der Darmlumina durch eine Anastomose nur 2,5 mm hinter dem Ursprunge derselben aus dem Oesophagus; es erfolgt hier eine viermalige Verschmelzung der Schenkel selbst, wozu sich ausser der oben genannten noch 3 Queranastomosen gesellen, so dass im Ganzen 8 Verbindungsstellen der beiden Darmschenkel existiren, wie man

in der Figur sehen kann. Das letzte, unpaare Darmstück ist hier 1,95 mm lang und endigt nahezu 1 mm vor der Schwanzspitze. In *D* endlich liegt die erste Vereinigung der Därme nur 1,5 mm hinter der Gabelungsstelle, das ist, bei einer Gesammtlänge des Thieres von 6,7 mm, am Ende des ersten Drittels dieser letzteren, also auch ziemlich nahe (nur 0,75 mm) hinter dem letzten Hoden. Der Darm theilt sich hier gleich nach dieser ersten Verschmelzung noch einmal auf eine kurze Strecke (0,25 mm), um von da an einfach bis 0,6 mm vor das Schwanzende zu verlaufen. Endlich besitze ich noch ein Präparat des Wurmes, in welchem der Darm vor der Körpermitte durch Verschmelzung der beiden Schenkel unpaar wird und in dieser Form, ohne weitere Theilung, bis gegen das Körperende nach hinten zieht. Er hat also hier eine Gestaltung, die vollkommen mit der bei dem Weibchen auftretenden übereinstimmt.

Die hier angeführten Beispiele dürften wohl genügen, um die oben aufgestellte Behauptung zu rechtfertigen. Bemerkenswerth bleibt übrigens noch die verschiedene Entfernung, in welcher der Darm vor dem Hinterende aufhört; theilweise dürften diese Differenzen freilich auch in der wechselnden Streckung des letzteren ihre Ursache haben.

Was nun das histologische Verhalten des Darmapparates betrifft, so habe ich oben schon gesagt, dass es für Weibchen und Männchen durchaus dasselbe ist, hier also auch für beide gemeinsam besprochen werden kann. Als äusserste Umhüllung finden wir an dem Darmapparate in seiner ganzen Ausdehnung eine doppelte Muskellage, die freilich nicht an allen Stellen und in allen Präparaten gleich deutlich nachzuweisen ist. Am stärksten und deshalb am deutlichsten ist sie an dem Oesophagus, wo sie aus einer äusseren Längsfaser- und einer inneren Ringfaserlage zusammengesetzt ist. Bereits Fritsch erwähnt eine Muskulatur der Speiseröhre und schreibt namentlich der „pharyngealen Erweiterung“ einen kräftiger muskulösen Bau zu, freilich ohne sich weiter über die Zusammensetzung des Muskelapparates zu äussern; nur nach der Vereinigung der Darmschenkel soll die Darmwandung unter Ausbildung muskulöser Ringfasern um die Tunica propria an Dicke gewinnen. Leuckart giebt zuerst genaueres über den muskulösen Bau des Oesophagus an; derselbe besitzt Ringmuskeln von ziemlicher Dicke,

die in continuirlicher Lage über die ganze Länge des Rohres hinziehen; Längsmuskeln hat Leuckart hingegen nicht nachzuweisen vermocht (l. c. pag. 482). Auch besondere, den Chylusdarm umfassende Ringfasern, wie Fritsch sie annehme, hat er nicht auffinden können (l. c. pag. 487). Lortet und Vialleton erkennen dagegen an dem Oesophagus besonders auf Querschnitten deutliche Längsmuskelfasern, die um den Anfangstheil desselben eine ziemlich ununterbrochene Lage bilden, hinter dem Nervensystem aber allmählich abnehmen und schliesslich ganz schwinden. Der Darm besitzt nach ihnen einen ebenfalls ziemlich continuirlichen Belag von Ringmuskelfasern.

Diese über die Ausstattung des Darmapparates mit Muskeln vorliegenden Angaben lauten also ziemlich abweichend; trotz alledem aber ist fast keine von ihnen unrichtig. Wie schon oben erwähnt, besitzt zunächst der Oesophagus auf seiner äusseren Wand nicht nur Ringfasern, wie es Leuckart, und nicht nur Längsfasern, wie es Lortet und Vialleton beschreiben, sondern beide Fasersysteme sind gleichzeitig vorhanden. Sagittalschnitte, besonders des Männchens, die den Oesophagus gerade anschneiden, zeigen (Fig. 14, Taf. II) beide Fasersysteme deutlich; auf tieferen Sagittalschnitten erkennt man dagegen die Ringfasern, auf Querschnitten (Fig. 10) die Längsfasern deutlicher. Beide Fasersysteme scheinen die directen Fortsetzungen der entsprechenden Bildungen an der Innenwand der Mundhöhle zu sein; sie sind auch, wie es bereits Leuckart betont, ziemlich kräftig (0,001 mm), die Ringfasern dichter gelagert, als die aussen aufliegenden Längsfasern; der gegenseitige Abstand der letzteren wird dabei um so grösser, je mehr der Oesophagus in der oben erwähnten Weise aufgetrieben ist. Längs- und Ringmuskeln setzen sich mit dem Uebergange des Oesophagus in den Darm auf dessen Schenkel fort, werden hier aber schwächer und ihre Elemente spärlicher. Besonders bei dem Männchen sind sie im Hinterkörper gar nicht mehr leicht, und meist auch nur an flachen Anschnitten des Darms nachzuweisen; leichter gelingt das letztere bei dem Weibchen (Fig. 26, Taf. II).

Die innere Auskleidung des Darmrohres hat, worauf Leuckart zuerst hinwies, im Oesophagus eine durchaus andere Beschaffenheit, als in den paarigen Darmschenkeln. Leuckart beschreibt diese Auskleidung des Oesophagus als eine Lage

ziemlich hoher Zellen, deren protoplasmatische Substanzmasse nicht bloss der Länge nach gestreift, sondern meist sogar zerschlitzt ist, sodass es, besonders im hinteren Abschnitt, den Anschein gewinnt, als wenn die Tunica propria mit einem dichten Besatze feinster Zotten versehen wäre, deren Spitzen frei in den Innenraum hineinragen (l. c. pag. 483). Diesen Angaben widersprechen nun Lortet und Vialleton, indem sie vor allen Dingen betonen, dass es ihnen mit keinem färbenden Reagens gelungen ist, in der Zottenschichte Kerne nachzuweisen (l. c. pag. 31). Sie bezweifeln daraufhin die von Leuckart statuirte epitheliale Natur der in Rede stehenden Substanzlage und vermuthen in ihr vielmehr eine modificirte Cuticula; die Zotten sollen, anstatt zelligen Elementen zu entsprechen, eine Art cuticularer Verlängerungen darstellen, die mit Carmin wie die Stacheln der Haut färbbar, aber unendlich viel robuster sind, als diese. Abgesehen von dieser letzteren Zusammenstellung nun, die mir ziemlich unglücklich erscheint, muss ich aber im Uebrigen die Angaben der beiden Forscher vollinhaltlich bestätigen: es ist das in der ganzen, grossen Arbeit Lortet's und Vialleton's einer der wenigen Punkte, wo ihre gepriesenen, unendlich genauen Untersuchungen etwas Neues und dabei wirklich auch Richtiges bringen! Die innere Belegschicht der Oesophagealwandung lässt nirgends eine Spur von Kernen erkennen, verhält sich aber im Uebrigen genau so, wie es von Leuckart geschildert worden ist. Sie präsentirt sich als ein dichter Pelz von feinen, meist nach rückwärts, aber auch unregelmässig durcheinander gerichteten Zotten, deren Länge, meinen Beobachtungen nach, in der ganzen Ausdehnung des Oesophagus ziemlich dieselbe bleibt. Eine Ausnahme hiervon macht nur der Anfangstheil des Schlundrohres, wo man die Zöttchen allmählich in die cuticulare Auskleidung der Mundhöhle übergehen sieht (Fig. 2, Taf. I); ihre normale Höhe im übrigen Oesophagus beträgt 0,0037 mm. Unter solchen Umständen dürfte es zweifellos sein, dass wir es in dieser Substanzlage nicht mit einem Epithel, sondern mit einer Fortsetzung der Cuticula zu thun haben, ein Factum, was auf das Beste harmonirt mit dem, was wir von den verwandten Trematodenformen wissen. Auch bei diesen ist bekanntlich die Auskleidung des Oesophagus eine der äusseren Körperbedeckung durchaus analoge Masse, die erst bei dem Uebergang in die eigentlichen Darm-

schenkel plötzlich und unvermittelt dem echten Darmepithel Platz macht. Unsere Bilharzia bildet von dem gewöhnlichen Verhalten nur insofern eine Ausnahme, als bei ihr die Auskleidung der Speiseröhre nicht glatt, sondern in die beschriebenen Zöttchen zerspalten ist; die von Lortet und Vialleton versuchte Zusammenstellung der letzteren mit den Stacheln der äusseren Haut halte ich um deswillen für verfehlt, weil diese nicht, wie die Zöttchen, Verlängerungen der Haut selbst, sondern selbstständige Einlagerungen in dieselbe darstellen.

Auf den scharfen und durchaus unvermittelten Uebergang der Zöttchenschicht des Oesophagus in das echte Epithel des Darmes hat Leuckart schon hingewiesen. Man bemerkt an der Uebergangsstelle auch gar nicht selten das von Leuckart beschriebene, muttermundartige Hineinragen des Oesophagusendes in den weiten Anfangstheil des paarigen Darms; den Werth eines constanten Charakters besitzt dieses Verhalten jedoch, wie schon erwähnt, nicht. Es ist vielmehr abhängig von der Contraction des Vorderkörpers und den Ausdehnungsverhältnissen des Darmapparates; man findet bei Vergleich eines grösseren Materials alle Uebergänge von dem typischen muttermundartigen Vorspringen bis zu einem einfach glatten Uebergehen beider Darmabschnitte ineinander.

Was das Epithel der Darmschenkel anlangt, so habe ich dem bisher bereits Festgestellten kaum etwas hinzuzufügen. Die Zellen desselben sind nirgends durch scharfe und deutliche Grenzen von einander getrennt, und deshalb nur an ihren deutlichen runden oder ovalen Kernen erkennbar. Die Form wechselt mit den Dehnungsverhältnissen des Darmes von einer sehr flachen von nur 0,0015 mm Höhe, in der die langgestreckten Kerne buckelförmig nach aussen hervorragen, bis zu einer solchen von gelegentlich 0,025 mm Höhe. Das Protoplasma ist, was schon Leuckart angiebt, fein senkrecht gestreift; übrigens nicht nur in der Nähe des Pylorialtheiles, sondern auch anderweit im Darme. Die innere Begrenzungsfläche der Epithelzellen endlich ist nirgends regelmässig und wird durch feine Ausläufer oder unregelmässige Fortsätze sehr oft mit den im Darme befindlichen Nahrungspartikeln in Verbindung gesehen.

Diese Nahrung, deren Reste man, wie bekannt, sehr allgemein im Innern unserer Bilharzien vorfindet, verdient noch,

mit einigen Worten besprochen zu werden. Gewöhnlich wird der Darminhalt der Würmer beschrieben als geronnenes, schwärzlich gewordenes Blut (Fritsch), oder als feinkörniges Gerinnsel mit zahlreichen, meist ausgeblassten und auch sonst veränderten Blutkörperchen (Leuckart); auch Lortet und Vialleton erwähnen besonders im Vorderdarm noch deutlich erkennbare Blutkörperchen (l. c. pag. 32). Das erwähnte Gerinnsel, das in den meisten Fällen eine braune bis tiefschwarze Farbe aufweist und dadurch den Darm unserer Thiere schon für das blosse Auge deutlich kenntlich macht, habe ich ebenfalls überall gefunden, und es ist besonders der unpaare Theil des weiblichen Darmes, der fast stets sehr stark mit ihm gefüllt ist. Auch an ihrer runden Form und der blassgelblichen Farbe leicht kenntliche rothe Blutzellen kommen in diesem Gerinnsel gelegentlich vor, aber, meinen Beobachtungen nach, so selten, dass man kaum die dunkle Farbe des Gerinnsels von ihnen ableiten kann. Dagegen finden sich in allen den 23, auf Schnitten von mir untersuchten Individuen innerhalb des Gerinnsels und vielfach auch frei im Darm sehr zahlreiche andere Gebilde vor, die von keinem der bisherigen Bilharziauntersucher erwähnt werden. Es sind dies vollkommen typische Zellen von 0,005 mm — 0,012 mm Durchmesser, also beträchtlich wechselnder Grösse, die sich mit Farbstoffen ziemlich intensiv färben. Sie besitzen alle einen Kern, der in einzelnen Fällen rund, in anderen unregelmässig, mehrfach und mehr oder minder tief eingekerbt ist, und schliesslich in 2 oder 3 kleinere Theilstücke zerfallen sein kann. Sein Durchmesser wechselt zwischen 0,005 und 0,008 mm; er nimmt also einen beträchtlichen Theil der Zelle ein und färbt sich ausserdem sehr stark. Weiter hinten im Darm findet man diese Zellen seltener, dagegen sind sie vorn und besonders im Oesophagus und an der Ursprungsstelle der paarigen Darmschenkel oft in grossen Mengen, bis zu 100 und mehr auf einem Schnitte anzutreffen. Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, dass wir es in diesen Zellen mit Nahrungsobjecten unserer Bilharzien zu thun haben, und dass diese dem Körper des Menschen entstammen; es fragt sich nur, was für Zellen es sind. Die Entscheidung dieser Frage dürfte keinerlei Schwierigkeiten bieten; die so sehr wechselnde Grösse der Zellen, die relative Grösse des Kernes und vor allem dessen eigenthümliche Gestaltverhältnisse setzen

es ausser Zweifel, dass hier Leukocyten vorliegen. Diese Thatsache ist nun, abgesehen davon, dass sie bisher unbekannt war, insofern von noch erhöhtem Interesse, als sie möglicherweise einen Rückschluss auf die Herkunft oder wenigstens den früheren Aufenthalt unserer Würmer zulässt. Als von vornherein zweifellos kann wohl angenommen werden, dass diese die Leukocyten nicht aus dem Blute der Pfortader aufgenommen haben; da in dem kreisenden Blute, wie man durch Zählungen festgestellt hat, je nach den Umständen auf 300—500 rothe Blutkörperchen erst ein farbloses kommt, so müsste man den Parasiten die Befähigung zuschreiben, ihre Nahrung in ganz bestimmter und zugleich einigermaassen umständlicher Weise auszuwählen. Das hat aber wenig Wahrscheinlichkeit für sich, viel weniger jedenfalls, als die andere Annahme, dass die Thiere ihre Nahrung an einem Orte aufgenommen haben, wo solche weisse Blutzellen ihnen in grösserer Menge zu Gebote stehen. In dieser Hinsicht dürfte nun vor allem die Leber in Betracht zu ziehen sein, da dieselbe einmal in directer Nähe gelegen ist, und da sich andererseits nicht nur die Herkunft der Leukocyten, sondern auch die des braunen oder schwarzen Pigmentes aus den Leberzellen auf solche Weise erklären liesse. Jedenfalls dürfte, wenn es sich um die Erforschung des früheren Aufenthaltsortes der Pfortaderwürmer handelt, die Leber nicht ausser Acht zu lassen sein; ich will bei dieser Gelegenheit verrathen, dass ich sie schon früher stark in Verdacht gehabt und auch jetzt noch in demselben Verdachte habe. Bei meinen Versuchen zur Aufklärung der Lebensgeschichte der Bilharzia bin ich bekanntlich zu der Ueberzeugung geführt worden, dass die Ammenzustände des Wurmes bereits im Menschen zu suchen seien; ich habe daraufhin bei meinen Versuchsthieren speciell die Leber scharf ins Auge gefasst — leider aber nichts gefunden.

Das oben geschilderte massenhafte Auftreten von Leukocyten in dem Darme der Bilharzien wird übrigens dadurch noch bedeutend auffälliger, dass man gar nicht selten bei männlichen Würmern Blut im Innern des fest geschlossenen Canalis gynaecophorus antrifft. Beträchtlich sind die Mengen dieses Blutes allerdings nie, da ich, wie ich weiter oben schon mitgetheilt habe, die Thiere vor der Conservirung immer erst in Salzlösung reinigte. Kleine Blutmassen haben sich aber, wie gesagt, be-

sonders an geschützteren Stellen erhalten, und in diesen findet man gelegentlich auch Leukocyten, die sich in nichts von den im Innern des Darmes befindlichen unterscheiden. Nur ihre Zahl ist verschwindend, und das ist insofern von Bedeutung, als man vielleicht die Häufigkeit der Leukocyten im Darme auch mit der Annahme eines veränderten Mengenverhältnisses der weissen Blutzellen zu den rothen in dem von den Parasiten bewohnten Blute zu erklären suchen könnte. Dass eine solche Annahme grundlos ist, beweist eben das Verhalten des Blutes ausserhalb des Wurmes.

Durch die Untersuchungen Leuckart's sind wir schliesslich noch mit einer sehr bemerkenswerthen Ausrüstung des Oesophagus bekannt geworden. Er berichtet darüber, dass die Aussenfläche der Oesophagealwand einen Belag von plasmareichen Kernzellen trägt, die mit Ausnahme des verengten Mittelstückes (i. e. an der Stelle, wo das Nervensystem das Schlundrohr überbrückt) so dicht gedrängt liegen, dass dadurch fast der Eindruck eines Aussenepithels entsteht. In dem hinteren Abschnitte des Munddarmes gesellt sich zu dieser Auflagerung noch eine massenhafte Ansammlung von Drüsenzellen, die vereinzelt auch schon vor dem Nervenhalsbande gefunden werden. Dieselben bilden einen locker gefügten Ballen von kugeliger Gestalt, der allseits den Oesophagus umgiebt und von kräftigen Muskelfasern durchsetzt wird, die in radiärer Richtung sämmtlich gegen den letzteren hinlaufen, sich aber schliesslich in ein plexusartiges Netzwerk feinster Fibrillen auflösen und dadurch mit der ösophagealen Wand in Verbindung treten (l. c. pag. 482). Leuckart fasst diese Muskelfasern, die sich peripher den Parenchymfaserzügen beimischen, als Dilatatoren auf und vindicirt ihnen beim Nahrungserwerb dieselbe Rolle, die sonst bei den Trematoden der Pharynx übernommen hat. Die dünnen Ausführungsgänge, die man nicht selten an den Drüsenzellen beobachtet, sind sämmtlich gegen den Oesophagus gerichtet und man wird deshalb annehmen können, dass ihr Inhalt demselben nach Art eines Speichels zufliesse. Lortet und Vialleton berichten ungefähr dasselbe wie Leuckart, ohne etwas wesentlich Neues hinzuzufügen. Dafür stellen sie die Vermuthung auf, dass „möglicherweise eine gewisse Zahl dieser periösophagealen Zellen dem centralen Nervensystem angehören“; sie machen damit, wie ich gelegentlich schon hervorhob, augenscheinlich eine Concession an die

ältere, bereits von Leuckart als irrthümlich begründete Angabe von Fritsch (l. c. pag. 214 u. 221), dass um den Pharynx und hinter dem Mundsaugnapfe gangliöse Zellgruppen gelegen wären; was Lortet und Vialleton selbst beobachtet, und welche selbständige Meinung sie sich gebildet, erfährt der Leser leider nicht.

Auf Grund der Untersuchung meines reicheren und auch besser conservirten Materials bin ich nun in Bezug auf das Verhalten dieses ösophagealen Aussenbelages zu einer von derjenigen Leuckart's etwas abweichenden Ansicht gelangt. Zunächst kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wir auf der ganzen Ausdehnung des Oesophagus nur eine einzige Art von Zellen haben, welche die äussere Umhüllung bilden. Allerdings sind dieselben in der vorderen Hälfte etwas kleiner und stehen hier auch weniger gedrängt; sie gehen aber ohne jede Unterbrechung unter dem Nervenhalsbande hinweg (s. Fig. 10, Taf. II) in die hintere, bedeutend massigere Ansammlung über und haben auch vorn und hinten im Princip durchaus das gleiche Aussehen. Das letztere wechselt indessen nicht unbeträchtlich in den verschiedenen Individuen. Nur bei verhältnissmässig wenigen, aber gerade denen, deren Erhaltungszustand der augenfällig beste war, präsentiren sich die Drüsen als normale, birn- oder flaschenförmige Zellen mit feinkörnigem, gleichmässig vertheilten Protoplasma und runden Kernen von 0,0056 mm Durchmesser; die Grösse der Zellen wechselt, wie erwähnt (vorn sind sie ca. 0,017 mm lang, hinten dagegen bis zu 0,0376 mm), und noch mehr ihre Gestalt; doch sind ihre spitzen Enden alle sammt und sonders dem Oesophagus zugewandt und lassen sich hier mitunter sehr hübsch in lange, fadenförmige Ausführungsgänge verfolgen, die erst unmittelbar auf der Aussenwand des Oesophagus endigen (Fig. 14, Taf. II). Bei anderen, ebenfalls gut erhaltenen Individuen zeigen sich in diesen Zellen kleine, helle Vacuolen, oft zu mehreren, zwischen denen das körnige Plasma noch sichtbar ist; manchmal ist auch der ganze Zellkörper etwas aufgetrieben, wie von einer hyalinen Flüssigkeit erfüllt, und nur am Rande bemerkt man noch Reste des körnigen Plasmas (Fig. 2, Taf. I). Bei weniger gut erhaltenen Individuen endlich sind die Zellen stark aufgetrieben und von einer Anzahl grösserer Vacuolen so erfüllt, dass die plasmatische Wand nur noch ausser-

ordentlich dünn ist, und auch der Kern oft an die Wand gedrückt oder zwischen den Vacuolen zusammengepresst erscheint. Der zuerst geschilderte Erhaltungszustand unserer Zellen entspricht zweifellos dem natürlichen am meisten; ob die blasige und mässig vacuolisirte Erscheinungsform bereits als pathologisch verändert oder als Stadium aus der Secretionsthätigkeit aufzufassen ist, dürfte nicht so leicht zu entscheiden sein; ich möchte fast der ersteren Ansicht zuneigen. Die stark vacuolisirte Erscheinungsform endlich ist sicher pathologisch.

Wir haben also um den Oesophagus in ganzer Ausdehnung ein Lager gleichartiger Zellen, die hinten am mächtigsten sich ansammeln und ganz zweifellos Drüsenzellen repräsentiren; zu der Ansicht, dass eine Anzahl von ihnen dem Nervensystem angehören, also Ganglienzellen darstellen, wird bei etwas mehr als oberflächlicher Prüfung kaum Jemand mehr kommen. Es fragt sich nun aber, welche Function diese Drüsen haben dürften. Der Möglichkeiten liegen zwei vor; es kann sich einmal um echte Speicheldrüsen handeln, andererseits aber auch um Lieferantinnen der starken cuticularen Auskleidung des Oesophagealrohres. Für die erstere Auffassung, der bereits Leuckart Ausdruck gegeben hat, spricht einmal die Analogie mit anderen Trematodenformen und ferner der Umstand, dass die in den Anfangstheil des Darmes aufgenommenen zelligen Nahrungsmassen hier augenscheinlich ziemlich schnell verändert und aufgelöst werden, wie wir oben sahen, so dass nur wenige weiter nach hinten gelangen. Für die zweite Möglichkeit spräche die relativ bedeutende Grösse und Menge der cuticularen Stäbchen, über deren Herkunft an dieser Stelle wir kaum eine Aufklärung erhalten. Ich will indess nicht verhehlen, dass mir die Deutung Leuckart's die bei weitem grössere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben scheint.

Es erübrigt nun noch, mit einigen Worten der von Leuckart beschriebenen, von Lortet und Vialleton adoptirten sog. Dilatatormuskeln des Oesophagus zu gedenken. Was zunächst die letztgenannten beiden Autoren anlangt, so beschreiben und zeichnen sie (l. c. pag. 26 u. Pl. III, Fig. 13) dorso-ventrale Parenchymmuskeln, welche die Substanz des Gehirns durchsetzen und von denen einzelne am Oesophagus sich inseriren und als Dilatatoren wirken sollen. Zunächst muss ich die Durchsetzung der centralen Nervenmasse durch Muskelfasern in Zweifel

ziehen, und zwar auf Grund von Thatsachen, die wir bei Besprechung des Nervensystems kennen lernen werden. Nicht minder muss ich aber die Insertion der Muskeln an dem Oesophagus und damit ihre Natur als Dilatatoren desselben bestreiten. Was solche Dilatatoren überhaupt gerade unter dem Nervensystem bezwecken, wo sie L o r t e t und V i a l l e t o n beobachtet haben wollen, vermag ich nicht recht einzusehen; aber auch am übrigen Oesophagus, und ebenso an dem weiteren Verlaufe des Darmes existiren sie nicht, soweit meine 23 Schnittserien nach allen 3 Richtungen des Körpers maassgebend sein können. Auf Querschnitten kann man sich zunächst positiv davon überzeugen, dass ausser dorso-ventral verlaufenden k e i n e anderen Parenchymfasern im Bilharziavorderkörper existiren; es können somit nur von oben und unten, nicht aber von den Seiten echte contractile Fasern an den Oesophagus herantreten; dorsale und ventrale, also diametral gegenüberliegende Fasern allein aber dürften wohl kaum wirklich erweiternd auf das innere Lumen wirken können, selbst wenn sie an der Schlundwand ihr Ende fänden. Von letzterem Verhalten habe ich mich aber nirgends mit Sicherheit überzeugen können, um so öfter und um so deutlicher habe ich aber zu constatiren vermocht, dass auf den Oesophagus zusteuernde Fasern dicht über dessen Wand hinweg und zwischen den Wurzeln der periösophagealen Drüsen hindurch nach der anderen Seite hinüber sich begeben. Man sieht dies an Querschnitten, vor allem schön aber an Sagittalschnitten, die gerade den Oesophagus anschneiden (Fig. 2, 10). Im Uebrigen scheint mir bei der doch immerhin ansehnlich entwickelten eigenen Muskulatur des Oesophagus die Existenz solcher Dilatatormuskeln zum mindesten entbehrlich zu sein.

Aehnlich liegen die Verhältnisse auch am Darm; wo es hier den Anschein hat, dass Parenchymmuskeln an dessen Wand herantreten, überzeugt man sich doch meist leicht, dass die betreffenden Muskeln darüber oder darunter hinweglaufen. Besonders in den Winkeln, die die seitlichen Ausbuchtungen desselben mit dem Haupttractus bilden, kommen sie oft zu mehreren zusammen, laufen aber auch hier von oben bis unten durch, wie man z. B. auf Fig. 12, Taf. II sehen kann.

Nervensystem.

Der Erste, der ein Nervensystem der Bilharzia überhaupt erwähnt, ist Fritsch (l. c. pag. 214 und 221). Freilich hat derselbe an dem ihm vorliegenden, mangelhaft conservirten Material nur wenig eruiren können, und spricht neben „multipolaren Zellen mit bläschenförmigen Kernen", welche sich zwischen den Muskelbündeln eingestreut finden und die ganglióser Natur sein sollen, „dürftige Zellenanhäufungen am Pharynx und hinter dem Mundsaugnapfe" als pharyngeale Ganglien an. Leuckart erkennt (Paras. 2. Aufl. pag. 482 f.) dagegen zum ersten Male mit Bestimmtheit das Nervenhalsband, welches den verengten Theil des Oesophagus überbrückt und in den Seiten in je zwei Nerven sich spaltet. An der Theilungsstelle sind kleine Zellen, wahrscheinlich Ganglienzellen, eingeschlossen; die Nerven selbst haben sich trotz ihrer nicht unbedeutenden Stärke aber leider nur wenig weit verfolgen lassen. Aus diesem Baue und dieser Lagerung des Nervensystems schliesst Leuckart weiter, dass die von Fritsch als Nervenzellen beschriebenen Zellenanhäufungen sehr wahrscheinlich nicht das Nervensystem, sondern die bekannten ösophagealen Drüsenzellen darstellen. Soweit Leuckart; Lortet und Vialleton können, trotzdem ihre Monographie so unendlich viel exacter ist, als die bisher veröffentlichten, den von Leuckart beschriebenen Bau des Nervensystems nicht erkennen (l. c. pag. 26 ff.). Weder auf Totalpräparaten, noch auf Frontalschnitten können sie eine ähnliche Anordnung des Organs constatiren, und nur auf Querschnitten finden sie einen Bogen feinstreifiger Substanz mit eingestreuten Kernen, der von Dorsoventralmuskeln durchsetzt wird und einen wichtigen Theil des Centralnervensystems darstellen soll. Dieser Centraltheil findet sich in ihren Präparaten weiterhin stets nur auf einem einzigen Schnitte; der vorhergehende und der nachfolgende enthalten keine Spur mehr davon (abgesehen von schief gegangenen Schnitten) und der ganze Befund genügt ihnen, die thatsächliche Existenz der von Leuckart beschriebenen und gezeichneten Längsnerven in Zweifel zu ziehen (l. c. pag. 28: „. . il nous paraît assez difficile de dire si les nerfs longitudinaux que Leuckart a figurés en avant et en arrière de sa commissure transversale, laquelle répond bien évidemment à notre organe central, existent réellement").

Es kann für den Fortschritt der Wissenschaft nur als ein Glück bezeichnet werden, dass „exacte“ Untersuchungen dieser Art nicht häufig vorkommen. Und wenn schon jemand nicht im Stande ist, sei es aus Mangel an genügendem Material, sei es aus Gründen persönlicher Natur, das vor ihm von anerkannten Forschern bereits klar und sicher Erkannte ebenfalls zu sehen, dann sollte er wenigstens nicht in seinen Publikationen einen Ton anschlagen, der wohl dem Nichtkenner vielleicht imponirt und ihm Sand in die Augen streut, den Fachmann aber nur herausfordert. Anstatt infiniment plus exacte zu sein, als die bisherigen Beschreibungen der Bilharziaanatomie, bleibt die Arbeit Lortet's und Vialleton's, trotzdem sie die zeitlich jüngste ist, ein gutes Stück hinter allen zurück; sie erscheint aber noch dürftiger, wenn man erfährt, was sich überhaupt von dem Nervenapparate sehen lässt. Es ist zunächst keineswegs schwer, an dem lebenden, ebenso wie an dem ganzen, in Canadabalsam oder Damarharz eingeschlossenen Wurme das Nervenhalsband und die von ihm jederseits nach vorn und hinten abgehenden Nerven zu sehen; Bedingung ist nur, dass man ordentliche Präparate herstellt. Zur Erkenntniss weiterer Einzelheiten bedarf es allerdings der Anfertigung gut orientirter Serienschnitte; ich habe eingangs schon gesagt, dass ich bei der Conservirung meines Materials hierauf Rücksicht genommen, und so habe ich denn über den Bau des Nervensystems auch noch weitere Aufschlüsse erhalten.

Was die Lage der Hirncommissur anbelangt, so habe ich den Angaben Leuckart's nichts hinzuzufügen; bei dem Weibchen hält sie die gleiche Lagerung ein, wie bei dem Männchen, d. h. sie liegt etwas vor der Mitte der Entfernung zwischen den beiden Saugnäpfen und über der verengten Stelle des Oesophagus. Histologisch besteht sie fast ausschliesslich aus Fasern, und namentlich habe ich nirgends zellige Elemente in ihr Inneres eingelagert gefunden (Fig. 10 und 19). Die beiden seitlichen Anschwellungen, in die sie übergeht, die Gehirnganglien also, finden sich bei dem Männchen zu den Seiten der Speiseröhre, deren Verlauf durch das Nervenband nur wenig nach der Bauchseite abgelenkt wird. In dem weiblichen Vorderkörper, wo die Raumverhältnisse viel beschränkter sind, wird dagegen der Oesophagus durch die Gehirncommissur fast ganz der Bauchwand angedrückt, so dass die gangliösen Anschwellungen selbst immer

halb dorsal von demselben liegen bleiben (Fig. 19). Das Nervensystem nimmt hier auf dem Querschnitte fast den ganzen Innenraum des Körpers ein; trotzdem bleiben seine Grössenverhältnisse aber noch ganz bedeutend hinter denjenigen des Männchens zurück. Während der Querschnitt Fig. 19 0,06 mm in der Breite und 0,039 mm in der Höhe misst, nimmt das Nervenband eine Breite von 0,04 mm ein, ist selbst 0,006 mm dick und die Ganglien haben einen Durchmesser von 0,014 mm; beim Männchen (Fig. 10) hat die Hirncommissur eine Länge von 0,11 mm und ist je nach den Individuen 0,02—0,025 mm dick; die Ganglien sind in dorso-ventraler Richtung etwas in die Länge gezogen, 0,06 mm lang und 0,02 mm dick.

Von Lortet und Vialleton ist nun bekanntlich die Behauptung aufgestellt worden, dass die Gehirncommissur von Muskelfasern, und zwar Parenchymmuskeln, durchsetzt werde. Ich kann diese Angabe, was speciell die Commissur anlangt, nicht bestätigen. Allerdings hat es auf Querschnitten manchmal den Anschein, als ob dies in der That der Fall wäre; bei Zuhülfenahme starker Vergrösserungen, die Tiefenunterschiede deutlich zum Ausdruck bringen, erkennt man jedoch auch hier schon, dass die betreffenden Fasern über oder unter dem Nervenbande hinziehen. Es erscheint mir im Uebrigen ziemlich erklärlich, dass Lortet und Vialleton dieses Verhalten nicht erkannt haben. Ihre ausdrückliche Betonung des Umstandes, dass man das centrale Nervenband stets nur auf einem einzigen Schnitte getroffen finde, führt zu dem Schlusse, dass ihre Schnitte im Mittel 0,025 mm dick sind; die Gehirncommissur hat nämlich diesen Durchmesser und vertheilt sich daher auf meinen Schnittserien auch auf mindestens 4, theilweise aber auch auf 5 Schnitte. Auf dem ersten und letzten dieser sieht man nun das von Lortet und Vialleton beobachtete „Factum", dass dorso-ventrale Muskelfasern durch die Fasermasse des Nervensystems hindurchtreten, auf den mittleren nicht; begreiflich, da diese Fasern eben nicht durch, sondern dicht über und unter dem Nervenbande vorbeilaufen. Deutlich lassen sich diese Verhältnisse auf Sagittalschnitten erkennen (Fig. 2, Taf. I). Hier sieht man die dorso-ventralen Parenchymmuskeln dicht um den Querschnitt des Nervenbandes herumlaufen, durch welch letzteres sie aus ihrer geraden Richtung abgelenkt werden; ein zweifelloser Durchtritt der Muskelfibrillen

durch die Nervenmasse ist nirgends zu constatiren. Etwas schwieriger wird das Bild schon, wenn man bei Durchmusterung der letztgenannten Schnitte auf die seitlichen Ganglien kommt. Hier scheinen manchmal thatsächlich Fasern durch die Nerven hindurchzutreten, da man über und unter ihnen noch Nervensubstanz constatirt. Nimmt man nun hier Querschnitte zu Hülfe, dann zeigt sich, dass die Substanz der Ganglien wiederum gänzlich frei von durchsetzenden Fasern ist, wohl aber zwängen sich die letzteren in die innersten Winkel hinein, welche die austretenden Nerven und die Ganglien selbst bilden. Sie schnüren die Wurzeln der Nerven oft sogar etwas ein und so kann in der That sehr leicht der Anschein erweckt werden, dass diese Fasern durch die Substanz der Ganglien selbst hindurchtreten, was aber in Wirklichkeit nicht der Fall ist. Anders liegen, worauf ich schon hier hinweisen will, die Verhältnisse für die hinteren Längsnerven; wir werden binnen Kurzem hierauf zu sprechen kommen.

Auch die Gehirnganglien bestehen histologisch vorwiegend aus Fasern; Lortet und Vialleton sprechen dagegen von einer vorwiegend vorhandenen Punktsubstanz, da sie die feinen Fasern wohl nicht gesehen haben. Zu den Fasern gesellen sich in den Ganglien weiterhin auch Zellen, freilich nicht eigentlich in dieselben eingeschlossen, sondern äusserlich denselben anliegend, wie es übrigens vielfach bei den Trematoden beobachtet worden ist. Diese Ganglienzellen sind bei dem Männchen in ganz ansehnlicher Zahl vorhanden; sie liegen am dichtesten in der Nähe der Ganglienoberfläche, finden sich aber vereinzelt bis nahe an die Körperperipherie heran. Beim Weibchen ist in Folge der Kleinheit aller Verhältnisse nicht viel zu sehen; es finden sich zwar auch in der Nachbarschaft des Nervensystems grössere Zellen, doch sind dieselben nicht bestimmt als echte Ganglienzellen kenntlich. Die letzteren haben bei dem Männchen eine unregelmässige, meist deutliche Ausläufer zeigende Gestalt und erreichen 0,01—0,015 mm grösste Längenausdehnung. Ihr Protoplasma zeichnet sich stets durch starke Färbbarkeit aus; der ovale Kern von 0,005—0,006 mm Länge bleibt dagegen ziemlich hell und hat im Innern, excentrisch gelegen, ein stark gefärbtes Kernkörperchen und einige feine Chromatinfäden.

Von diesen seitlichen Nervencentren strahlen nun die peripheren Nerven aus; zwei davon hat Leuckart bereits

aufgefunden, dieselben, deren Existenz von Lortet und Vialleton bezweifelt wird. Meinen Beobachtungen nach gehen nun von jedem Ganglion 5 Nerven aus, deren Existenz ich sicher erkannt habe. Ich bin mir aber selbst nicht sicher, hiermit alle thatsächlich aus dem Hirn austretenden Nerven vor mir zu haben; manchmal glaubte ich noch andere zu erkennen; eine bestimmte Entscheidung war jedoch nicht möglich. Von den erwähnten 5 Nerven (cf. hierzu Fig. 18, Taf. II) gehen 3 nach vorn und 2 nach hinten. Unter den ersteren lässt sich sehr deutlich ein dorsaler, ein lateraler und ein ventraler erkennen; der erstere und letzte sind ungefähr gleich stark; der laterale ist etwas stärker und dürfte derjenige sein, den Leuckart beobachtet hat. Alle 3 Nerven lassen sich sehr schön bis in die Muskelmasse des Mundsaugnapfes hinein verfolgen, der dorsale geht sogar bis in die unmittelbare Nähe des Vorderrandes, wo er verschwindet. Ob diese vorderen Längsnerven unter einander in Verbindung stehen, kann ich mit Bestimmtheit nicht sagen; sicher ist es aber, dass sie stärkere Seitenzweige entsenden, und zwar der Dorsalnerv kurz vor dem Eintritt in den Mundsaugnapf nach der Seite und unten, der Ventralnerv etwas weiter rückwärts nach innen (Fig. 18). Auch im Innern des Saugnapfes betrachtet man Seitenzweige der Nerven und hier ist es ziemlich wahrscheinlich, dass dieselben Verbindungen der Hauptnerven herstellen. Nach dem hier Mitgetheilten dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass die vorderen Längsnerven des Bilharziamännchens sich durchaus analog verhalten, wie die der übrigen Distomen; beim Weibchen habe ich wegen dessen ausserordentlicher Zartheit nichts Bestimmtes ermitteln können.

Abweichend und ganz charakteristisch verhalten sich nun die hinteren Längsnerven. Einer derselben, und zwar der bei weitem mächtigste, begiebt sich nach der Bauchseite und entspricht wohl dem hinteren Bauchnerven der Distomeen; der andere, bedeutend dünnere, verläuft dorsal und dürfte dem Dorsalnerven der Distomeen zu homologisiren sein. Ob ein Lateralnerv, wie bei diesen, existirt, habe ich nicht festzustellen vermocht; in einzelnen Fällen hatte es den Anschein, als ob ein solcher vorhanden sei, bei den anderen Individuen war jedoch keine Spur von ihm zu entdecken. Rücken- und Bauchnerv ziehen nun nach ihrem Austritt aus den Gehirnganglien nach hinten; während

der letztere aber seine relative Lagerung in der Nähe der ventralen Körperwand unverändert beibehält, fängt der Dorsalnerv bald an, nach den Seiten des Körpers herabzusteigen. So sehen wir ihn auf der Höhe des Bauchsaugnapfes (Fig. 11, Taf. II) bereits eine rein laterale Stellung einnehmen; er behält dieselbe von jetzt an, dagegen fängt nunmehr, d. h. hinter dem Bauchsaugnapfe, der Ventralnerv an, nach der Seite heraufzusteigen; in der Höhe der Geschlechtsöffnung, da wo die Seitenlappen auftreten, treffen beide Nerven zusammen und vereinigen sich nunmehr zu einem einzigen Strange von ganz bedeutender Dicke, der in den Seitenlappen die ganze Länge des Körpers durchzieht, und unter allmählicher Abnahme seiner Stärke bis in unmittelbare Nähe des Excretionsporus sich verfolgen lässt. So sehen wir ihn in *HLN* der Fig. 12, Taf. II eine Höhe von fast 0,04 mm und eine Breite von 0,03 mm besitzen, während er in dem Schnitte Fig. 8, Taf. I, der noch den unpaaren Theil des Excretionsgefässstammes trifft und ca. 0,1 mm vor dem Körperende gelegen ist, zwar bedeutend an Dicke abgenommen, aber nichts an Deutlichkeit verloren hat. Leider habe ich nicht feststellen können, ob schliesslich eine Vereinigung der beiderseitigen Hauptlängsnerven zu Stande kommt, wie sonst vielfach bei den Distomeen; manchmal hatte es den Anschein, als ob dem in der That so wäre.

Diese Hauptlängsnerven entsenden nun eine augenscheinlich ganz beträchtliche Zahl von Quernerven. Im Vorderkörper, da wo Rücken- und Bauchnerv noch getrennt sind, stellen dieselben ganz bestimmt auch Querverbindungen zwischen den ersteren her. So sieht man auf Fig. 11, Taf. II in *NVP* und *NDP* die Durchschnitte der Längsnerven, die rechts ganz deutlich durch feine Faserstränge bogenförmig mit einander zusammenhängen; links ist die Verbindung nicht in den Schnitt gefallen, auf dem Nachbarschnitt aber ebenfalls unverkennbar zu sehen. Weiter sieht man aber auch nach dem Rücken zu diese Querfaserstränge sich fortsetzen und der Körperwand gleichlaufend bis unter den Rücken hinziehen (*RN* ibid.). Obgleich ich hier eine volle Verbindung mit der Gegenseite nicht beobachtet habe, so dürfte es doch kaum zweifelhaft sein, dass eine solche doch stattfindet, dass also um den Rücken herum geschlossene Ringnerven vorhanden sind. Da man nun auch auf der Bauchseite

Nervenstränge beobachtet, welche von dem ventralen Längsnerven der einen Seite nach dem der anderen Seite hinlaufen, so hat allem Anscheine nach unsere Bilharzia ein ganz ähnliches System von geschlossenen Ringnerven, welche die Längsnerven unter einander in Verbindung setzen, wie die Distomeen und wahrscheinlich alle Trematoden.

So, wie hier geschildert, liegen die Verhältnisse zunächst aber nur im Vorderkörper. Mit dem Uebertritt der Längsnerven in den Hinterleib erfolgt alsbald ihre Verschmelzung; kurz vor derselben sieht man sie noch durch eine kurze Queranastomose mit einander verbunden, die einer Commissur entspricht. Von der Vereinigung ab hört nun zwar die Abzweigung von Quernerven nicht auf, dieselben werden im Gegentheil sogar sehr zahlreich und folgen sich in sehr kurzen Abständen (Fig. 1 *C*, Taf. I), aber es ist mir nicht mehr recht geglückt, eine volle Verbindung um den Rücken herum zur Ansicht zu bekommen. Der Austritt der Quernerven aus den Längsstämmen ist sehr deutlich, es findet sich sehr bemerkenswerther Weise fast überall auch ein nach innen und ein nach aussen laufendes Faserbündel auf demselben Niveau, aber die Weiterverfolgung in dem dichten Muskelapparate hat ihre Schwierigkeiten. Sicher dürfte sein, dass nach innen zu, d. h. also auf der Bauchseite, eine directe Communication der Querfaserstränge eintritt. Nach aussen zu laufen die Nerven zunächst auch der Bauchseite noch parallel; wenn und wie sie aber nach dem Rücken heraufbiegen, habe ich nicht gesehen, dagegen sieht man sie dann auf der Rückenseite gelegentlich wieder auf kurze Strecken der Diagonalfaserlage parallel hinziehen, genau wie im Vorderkörper. Auf dem Querschnitt Fig. 8, Taf. I, also ganz kurz vor dem Schwanzende, sieht man sie ebenfalls noch in der geschilderten Weise sich verhalten, namentlich die ventrale Verbindung ist hier fast vollständig getroffen. Unter solchen Umständen ist denn, wenn auch nicht die Gewissheit, so doch wenigstens die Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass auch hier ein geschlossenes System von Ringnerven besteht, wie im Vorderkörper. Von den Ringnerven sieht man gar nicht selten wiederum Seitenzweige abgehen (Fig. 8 und 11), die sich aber nur sehr wenig weit verfolgen lassen und augenscheinlich in die Muskulatur des Körpers eintreten, um diese zu innerviren.

Ob im Körper des Weibchens in Bezug auf das Nervensystem dieselben Verhältnisse herrschen, wie ich sie eben für das Männchen geschildert habe, muss dahingestellt bleiben. Mit Sicherheit beobachten lässt sich überall nur der Hauptlängsnerv und auf Querschnitten auch dieser nicht leicht. Dagegen kann man ihn auf Längsschnitten meist sehr hübsch erkennen und auch bis weit in das Hinterende, das nur noch Darm und Dotterstöcke enthält, hinein verfolgen. Von Ringnerven habe ich aber nichts bemerken können.

In histologischer Beziehung ist über dieses periphere Nervensystem nicht viel zu sagen. Die Stränge bestehen ausschliesslich aus Fasern, die bei den am besten erhaltenen männlichen Individuen ziemlich stark sind und 0,0028 mm im Durchmesser besitzen. Sie sind sehr blass und treten gerade hierdurch in dem dichten und von zahlreichen Muskeln durchsetzten Parenchym sehr schön hervor (Fig 12 *HLN*, Taf. II). Bei minder gut erhaltenen Individuen, und namentlich in dem zarteren und hinfälligeren Vorderkörper, fallen sie dagegen sehr stark zusammen, bis auf ein Drittel ihres ursprünglichen Durchmessers, und sind dann durch grössere Zwischenräume von einander getrennt (Fig. 2 *NS*, Taf. I).

Ich wies nun schon oben vorgreifend darauf hin, dass, was den Durchtritt von dorso-ventralen Parenchymfasern durch die Nervenmassen anlangt, die hinteren Längsnerven sich abweichend von der Hirncommissur verhielten. Das ist in der That der Fall: an den vereinigten Hauptlängsnerven des männlichen Hinterkörpers laufen die Parenchymmuskeln zwischen den Nervenfasern hindurch (Fig. 11, Taf. II), wie man auf Schnitten nach allen 3 Richtungen des Raumes ohne Weiteres constatiren kann. Es erweisen sich überhaupt die vereinigten Längsnerven gar nicht so einheitlich, wie man von vorn herein vielleicht vermuthen sollte. Aller Orten lösen sich vereinzelte Nervenfibrillen oder noch öfter Bündel von 3, 4 und mehr Fasern aus dem Ganzen los, verlaufen eine Zeit lang isolirt neben demselben her, um sich schliesslich wieder dem Hauptstrange einzufügen. Manchmal erfolgt eine solche Trennung sogar auf ziemlich ansehnliche Strecken hin, und die auf diese Weise entstehenden Lückenräume werden von den Parenchymmuskeln zum Durchtritt benutzt. Es entstehen dann förmliche muskulöse Septen

zwischen den Theilstrecken des Längsnerven, Septen, die aber mit der Wiedervereinigung der Collateralstränge aufhören, um bei einer neuen Trennung wiederum zu beginnen.

Ganglienzellen sind, wie schon oben angedeutet, in den Verlauf der Nerven selbst nicht eingeschaltet, wohl aber finden sie sich nicht nur in der Nähe der Nervenstränge, sondern auch anderwärts im Parenchym in ziemlich ansehnlicher Zahl verstreut. Sie haben durchaus dasselbe Aussehen und dieselbe Grösse, wie diejenigen, die wir in der Umgebung der Gehirnganglien kennen lernten, und wie diejenigen, die sich im Innern der beiden Saugnäpfe in relativ grosser Zahl finden. Bei nicht mehr wohl erhaltenen Individuen des Wurms verändern auch sie ihr Aussehen, sie werden stark vacuolisirt, sodass sie bei Anwendung schwächerer Systeme wie geschrumpft aussehen; ihr Kern wird erst stark aufgetrieben, sinkt aber ebenfalls zusammen und repräsentirt einen mehr minder unregelmässigen Klumpen stark färbbarer Substanz. Dass diese Ganglienzellen sammt und sonders durch feine Ausläufer mit den grösseren Nervenstämmen in Verbindung stehen, dürfte nach unseren anderweit gemachten Erfahrungen kaum einem Zweifel unterliegen; beobachten lässt sich davon freilich nichts.

Excretionsapparat.

Die Seitengefässe und der Endtheil des excretorischen Apparates sind bei der männlichen Bilharzia bereits von Bilharz gesehen worden. Derselbe fand (l. c. pag. 59), dass an dem etwas eingekerbten Schwanzende ein kleiner Canal sich öffnete, der kurz vorher aus zwei dünneren Gefässen entstanden war; die letzteren liessen sich, ohne weitere Verzweigungen zu zeigen, nach vorn eine Strecke weit verfolgen, verloren sich aber dann. Auch weiter vorn sah Bilharz jederseits ein ziemlich geräumiges Wassergefäss, konnte aber sein Verhältniss zu dem Endtheile nicht klarstellen. Leuckart (Parasiten, I. Aufl. pag. 620 u. 621) bestätigt diese Angaben für das Männchen und findet den Expulsionsschlauch auch bei dem Weibchen, ohne hier freilich von Randgefässen etwas erkennen zu können. Chatin beschreibt (l. c. pag. 1003) ebenfalls den unpaaren Endtheil des Gefässsystemes und die an diesen nach vorn sich anschliessenden Gefässe, lässt aber an der Vereinigungsstelle dieser beiden

noch ein medianes Gefäss sich inseriren, das sich ebenfalls bald in zwei divergirende Aeste spaltet. Bilharzia hat nach ihm also 4 Längsgefässe, ähnlich dem Distomum clavatum. Von den Längsgefässen gehen „mehrere" Seitenzweige ab, welche zahlreiche Verästelungen entsenden; die Gefässe haben eine Eigenmembran, die auf ihrer inneren Oberfläche feinkörnig ist (l. c. pag. 1003). Fritsch beobachtet (l. c. pag. 210) bei dem Männchen zwei Längsstämme von sehr ungleichem Caliber, deren einer gelegentlich dem Darme an Weite gleichkommen, sich von ihm aber durch den Mangel eines eigenen Epitheles unterscheiden soll. Seitliche Aeste der Hauptstämme sind noch hier und da für ganz kurze Strecken im Parenchym kenntlich, verschmelzen aber sehr bald mit den Parenchymlücken in so hohem Maasse, dass eine weitere Verfolgung ausgeschlossen bleibt. In der Nähe des Schwanzendes fliessen beide Canäle und ebenso ein dritter mittlerer, nur schwach entwickelter, zu einer kurzen Cloake zusammen, die schliesslich als enger Porus excretorius mündet. In der Nähe des Schwanzendes sollen auch die Endothelauskleidungen der Gefässe deutlicher werden. Beim Weibchen kann Fritsch die Längsgefässe bis sehr weit nach vorne verfolgen; unter dem blinden Ende des Darms treten beide in nahe Berührung unter auffallend unregelmässig gestaltetem Lumen, das auf einem Querschnitte oft 3 mal getroffen wird. Erst kurz vor dem etwas dorsal gelegenen Porus wird das Lumen einfach. Die Gefässlücken sind hie und da von endothelialen Schüppchen bekleidet, und in dem Endtheile gewinnt man die Vorstellung, dass hier im Leben ein Wimperbesatz auf niedrigen Zellen vorhanden ist, der aber vielleicht nicht den ganzen Innenraum gleichmässig bedeckt (l. c. pag. 209 und 212). Blanchard bestätigt in einigen Punkten die Angaben von Chatin und Fritsch, kommt in anderen aber zu abweichenden Resultaten. So sind die Längsgefässe nach ihm bei dem Männchen (Traité etc. pag. 638, Hématoz. pag. 43) nicht verästelt; sie vereinigen sich hinten und nehmen an dieser Stelle noch einen kleinen medianen Canal auf, der sich auf eine kurze Strecke in der Medianlinie nach vorn verfolgen lässt. Beim Weibchen (Traité etc. pag. 640, Hématoz. pag. 48) lassen sich zwei weite Canäle bis gegen die Mitte der Körperlänge verfolgen; dieselben anastomosiren untereinander und sind mit einem Flimmer-

epithel ausgekleidet. Die Excretionsblase ist 0,08—0,18 mm lang. Leuckart (Parasiten, 2. Aufl. pag. 487) verfolgt die Längsstämme auf Querschnitten beinahe durch die ganze Länge des Wurmkörpers; er findet neben den Hauptgefässen in den Schnitten oft noch einzelne feine Lumina getroffen, die bisweilen auch mit den ersteren in Zusammenhang gesehen werden und widerlegt so die Behauptung von Blanchard, dass die Hauptgefässe nicht verästelt seien. Die Gefässe selbst besitzen dünne und anscheinend structurlose Wandungen, die der Epithelbekleidung entbehren. Das, was endlich Lortet und Vialleton über den Excretionsapparat mittheilen und abbilden, ist dürftig, wie die ganze übrige Arbeit und obendrein, wie wir gleich sehen werden, zum grössten Theile falsch. Die Längsgefässe und ihre Vereinigung im Hinterkörper haben sie glücklich gesehen und von dem Weibchen auch abgebildet; auf den beiden abgebildeten Querschnitten des männlichen Körpers aber (Fig. 24 u. 25, Pl. VI) sucht man vergebens nach einer Darstellung der Excretionsgefässe, die von Bilharz 1853 beschrieben, dann 1863 von Leuckart, 1888 von Fritsch, 1893 nochmals von Leuckart in ihren Zeichnungen dargestellt wurden. Und dabei behaupten die Herren Lortet und Vialleton, dass ihre Abbildungen infiniment plus exactes seien que tout ce qui a été publié jusqu'à ce jour! Es ist übrigens nicht ganz unmöglich, dass sie die Excretionsgefässe doch abgebildet haben, dann allerdings in einer Form, die deutlich beweist, dass ihnen keine Ahnung von ihrer wahren Natur gekommen ist; wir haben früher (pag. 36) bereits hierüber gesprochen. Die Längsgefässe nehmen nach Lortet und Vialleton reihenweise Seitenzweige auf, die sich in das Parenchym öffnen; die Wandung aller Gefässe erscheint absolut structurlos. Nach hinten zu verdickt sich die Wand der Canäle und entsendet feine Fortsätze in das Parenchym; Kerne sind in dieser verdickten Wandung aber nicht nachzuweisen. An dem unpaaren Endtheile endlich findet man der amorphen Wand aussen anliegend rundliche Zellen, die wie die Elemente eines Epitheliums regelmässig hinter einander angeordnet sind. „C'est là une disposition tout à fait en dehors de ce que nous avons vu jusqu'i ci pour le système excréteur. Il est clair, d'ailleurs, que cette portion du système est tout à fait spéciale et, autant que l'on en peut juger, est douée de propriétés

particulières. Sur les nombreux animaux chez lesquels nous l'avons examinée, nous ne l'avons jamais trouvée pourvue de constrictions ou de dilatations qui, partout ailleurs, témoignaient de la contractilité des canaux excréteurs (l. c. pag. 30). Solche Erweiterungen und Verengerungen constatirten die Verff. an den Endstücken der paarigen Gefässe; was sie aber weiter mit dem oben wörtlich Reproducirten im Sinne haben könnten, ist mir leider verschlossen geblieben.

Wenn ich nun zur Darstellung meiner eigenen Befunde übergehe, so mag zunächst betont sein, dass der excretorische Apparat bei Männchen und Weibchen nicht nur, wie schon Fritsch hervorhebt, ähnlich, sondern in den wesentlichsten Zügen sogar gleich gebaut ist. Das, was an Abweichungen vorhanden ist, dürfte lediglich in der beträchtlich verschiedenen Körpergestalt beider Geschlechter seine Ursache haben. Von einigen Autoren ist weiterhin augenscheinlich Werth darauf gelegt worden, dass bei dem Weibchen unser Organsystem relativ stärker ausgebildet sei, oder dass wenigstens die Gefässe sich durch grösseres Caliber von denen des Männchens unterscheiden. Allerdings macht man eine solche Beobachtung gar nicht selten; dass ihr aber eine grössere Bedeutung beizulegen sei, glaube ich nicht, denn fast eben so oft findet man die Excretionscanäle der männlichen Individuen relativ ebenso weit, wie diejenigen der weiblichen. Infolge der starken Ausstattung der Männchen mit Muskeln, die bei der Abtödtung und Conservirung der Thiere den ganzen Körper stark zusammenziehen, werden aber die Excretionscanäle mit zusammengepresst und erscheinen dann meist nur noch als feine Spalten im Parenchym. In dem Körper des Weibchens ist eine Muskulatur nur minimal entwickelt und so findet man bei diesen die Excretionscanäle auch ausnahmslos klaffend und in ihrer ursprünglichen Weite vor.

Der Porus excretorius liegt bei beiden Geschlechtern leicht dorsal, was Fritsch bereits bemerkt hat. Er führt in einen kurzen, unpaaren Canal, der nach aussen, ähnlich wie bei den Distomeen, durch einen hier schwach entwickelten Sphinctermuskel abgeschlossen ist. In der Umgebung dieses Sphincters sind bei den verschiedensten Trematoden und von den verschiedensten Autoren bereits grössere Anhäufungen von Kernen beschrieben worden; bei Betrachtung der von Lortet und Vialleton gegebenen

Abbildung der weiblichen Excretionsblase (l. c. Pl. III, Fig. 5) erkennt man in der „epithelialen“ äusseren Bekleidung unschwer die hier in Rede stehenden Kerne wieder. So mag dies wohl für die beiden Autoren eine „disposition tout à fait en dehors“ dessen sein, was sie bis jetzt an dem excretorischen Apparat gesehen haben, für uns aber kaum.

Die Weite des unpaaren Excretionscanales ist wechselnd, an der Mündung stets am niedrigsten, gegen die Theilung hin am höchsten (0,012—0,024 mm); auch die Länge schwankt in ziemlich weiten Grenzen, die bis zu einem gewissen Grade wenigstens von der Contraction der Schwanzspitze abhängen; meinen Messungen nach zwischen 0,1 mm und 0,3 mm. Beim Weibchen ist der Endtheil augenscheinlich regelmässig kürzer; ich fand ihn durchschnittlich 0,04 mm lang, dafür aber bis zu 0,015 mm weit. An seinem vorderen Ende theilt sich dieser unpaare Sammelraum in die bekannten beiden Längsstämme, die in den Seiten des Körpers ausserhalb und etwas dorsal von den Darmschenkeln die ganze Länge des Körpers durchsetzen und noch in der Höhe des Mundsaugnapfes nachzuweisen sind. Abgesehen von ihrer relativ grösseren Weite verlaufen bei dem Weibchen diese beiden Sammelcanäle fast stets auch in nahezu gestreckter Richtung, wohingegen man sie bei dem Männchen sehr oft starke Schlängelungen machen sieht. Letzteres ist namentlich bei stark in der Länge contrahirten Thieren der Fall, während gestreckt conservirte dasselbe Factum weniger oder gar nicht zeigen; wir haben es also auch hier wieder nur mit einer Contractions-Erscheinung zu thun. Das von Chatin, Fritsch und Blanchard beschriebene dritte, mediane Gefäss, welches mit den Längsgefässen zugleich in den unpaaren Endtheil eintreten soll, über dessen Existenz oder Nichtexistenz Leuckart und ebenso Lortet und Vialleton sich nicht näher äussern, ist nicht vorhanden; augenscheinlich sind hier die früheren Beobachter durch die Seitenzweige der Hauptstämme irre geleitet worden. Derlei Seitenzweige finden sich bei beiden Geschlechtern in augenscheinlich sehr grosser Zahl vor. Sie wurden bei dem Männchen schon von Fritsch und Chatin constatirt, darauf von Blanchard geleugnet, wogegen Leuckart ihr Vorkommen nochmals feststellte; alle Autoren sprechen aber nur von einzelnen oder einigen, wenigen Seitenzweigen,

während deren Zahl in Wirklichkeit ziemlich hoch ist. Das letztere ist eine der wenigen Thatsachen, die von Lortet und Vialleton zuerst und zugleich richtig erkannt wurden. Für das Weibchen liegen bestimmte Angaben über das Vorhandensein von Seitenzweigen an den Längsstämmen nicht vor, nur Blanchard lässt dieselben „unter sich anastomosiren". Lortet und Vialleton zeichnen die Längsgefässe in ihren Tafeln, aber ohne Verzweigungen. In der That sind die letzteren bei dem Weibchen auch schwerer wahrzunehmen, als bei dem Männchen; im Hinterkörper, soweit die Dotterstöcke reichen, kann man sie schon auf Querschnitten erkennen (Fig. 28, Taf. III); schwieriger gelingt dies weiter vorn, doch geben hier gutgetroffene Längsschnitte recht instructive Bilder (Fig. 26, Taf. III, wo übrigens auch die älteren Autoren bereits aufgefallene Differenz in der Weite der beiden Excretionscanäle ausgeprägt ist). Im Uebrigen lassen sich diese Seitenäste der Excretionslängsstämme hier nur auf ganz kurze Distanz in das Parenchym hinein verfolgen; es ist deshalb auch über ihren Verlauf nichts Bestimmtes zu sagen, doch scheint derselbe in der Hauptsache ein longitudinaler zu sein. Die Seitenzweige theilen sich sehr bald wieder, die Verzweigungen gehen aber, soweit ich gesehen habe, nicht in einander über, es findet also keine Anastomosenbildung statt, sondern nur eine in der Hauptsache dichotomische Verzweigung der Seitenäste, ähnlich wie an der verästelten Excretionsblase anderer Distomenarten. Bei dem Männchen verhalten sich die Seitenzweige in ganz entsprechender Weise mit dem einzigen Unterschiede, dass hier ihre Länge bedeutender und auch die Zahl der Gabelungen eine grössere ist, und dass der Verlauf der Seitenzweige selbst ein fast rein querer wird. Sie verlaufen dabei ungefähr der Rückenfläche parallel, der sie auch ziemlich angenähert liegen, sie biegen mit den Seitenrändern nach der Bauchseite des Körpers herab und treten in die Seitenlappen über; ihre äussersten Enden trifft man in nur geringer Entfernung von dem freien Rande dieser letzteren. Trotz des im allgemeinen der Rückenfläche parallelen Verlaufes der Gefässzweige sieht man sie jedoch vielfach auch mehr oder minder schräg zwischen Rücken und Bauch verlaufen, eine Erscheinung, die meines Erachtens wiederum hauptsächlich in der Contraction des Körpers ihren Grund hat. Lortet und Vialleton schreiben dagegen den Zweigen einen theils der Oberfläche parallelen, theils zu dieser ungefähr senkrechten Verlauf zu.

Nach Innen von den beiden Excretionshauptstämmen sind, wie ich noch erwähnen will, die Seitenäste viel weniger entwickelt, als nach aussen zu; ganz fehlen sie jedoch auch hier nicht. Weiterhin habe ich bei dem Männchen, so wenig wie bei dem Weibchen, eine wirkliche Anastomosenbildung zwischen den einzelnen Gefässtheilen beobachtet; soweit man die einzelnen Lumina auf Schnitten verfolgen kann (am besten gelingt dies auf Sagittalschnitten durch die eingerollten Seitenränder), gabeln sie sich wohl, verschmelzen aber nirgends wieder mit einem anderen. Sie endigen augenscheinlich blind, wie die dichotomischen Verästelungen der Endblase mancher Distomen (D. echinatum etc.). Lortet und Vialleton lassen dagegen die Seitenzweige der Hauptlängsstämme in das Parenchym sich öffnen; welche Beobachtungen sie zu dieser Behauptung geführt haben, wird ebenso wenig angegeben, wie sich eine Andeutung darüber vorfindet, mit welchen Theilen des Parenchyms dieselben in Verbindung treten sollen. Da ein Lacunensystem zwischen den Zellen dieses letzteren nicht vorhanden ist, so wüsste ich in der That nicht, wie eine solche Oeffnung vor sich gehen sollte. Vielleicht haben wir in der betreffenden Angabe aber nur eine Wiederholung der älteren von Fritsch, dass die Canäle sehr bald nach ihrem Ursprunge aus den Hauptstämmen „mit den Parenchymlücken in so hohem Maasse verschmelzen, dass eine weitere Verfolgung ausgeschlossen bleibt“ (l. c. pag. 219).

Was nun die Wandungen des ganzen bisher beschriebenen Gefässsystemes anbelangt, so sind dieselben überall von deutlichen Zellen gebildet. Letztere sind unter den bisherigen Beobachtern nur von Fritsch gesehen worden, denn die von ihm hier und da beobachteten „endothelialen Schüppchen“, die gegen den Endtheil des Gefässsystems hin deutlicher werden, sind zweifellos nichts anderes als die wirklichen, auskleidenden Epithelzellen. Dieselben erstrecken sich aber, wie gesagt, ohne Unterbrechung durch das gesammte Canalsystem und sind, wenn die Gefässe stark ausgedehnt sind, meist nur an ihren grossen, weit buckelförmig in des Lumen vorspringenden Kernen erkennbar (Fig. 5, 12, 26 etc.). Sind jedoch die Gefässe zusammengefallen, dann erkennt man deutlich, dass deren Wand doppelt contourirt ist und aus einem wohl färbbaren Plasma besteht, innerhalb dessen dann die Kerne liegen. Manch-

mal erscheint diese Plasmalage auch nach innen zu feinkörnig begrenzt, und das mag die Angaben von Chatin und Leuckart veranlasst haben. Ein solches Bild giebt aber nicht die vollkommen normalen Verhältnisse wieder; in Wirklichkeit tragen vielmehr die Epithelzellen in der ganzen Ausdehnung des Canalsystems auf ihrer Innenfläche einen Besatz mit langen und ausserordentlich feinen Wimperhaaren; die von Fritsch zunächst nur für den Endtheil des weiblichen Excretionsgefässapparates ausgesprochene Vermuthung, dass derselbe im Leben ein Flimmerepithel trage, besteht demnach vollkommen zu recht und beruht nicht auf einem Irrthume, wie es Leuckart nach seinen Präparaten annehmen zu müssen glaubt. Ich hatte diese Flimmerhaare bei dem Weibchen und auch im Endtheile des Gefässsystems bei dem Männchen bereits in Alexandrien an den lebenden Thieren gesehen. Eine genaue Untersuchung meiner Schnittpräparate liess es mich bei der Mehrzahl der Individuen auch in den feineren Canälen überall in vollkommener Deutlichkeit wiederfinden, so dass an seiner thatsächlichen Existenz auch dort nicht zu zweifeln ist (Fig. 5, 26 etc.). Nur das unpaare Endstück des Gefässsystems entbehrt dieser Ausstattung, lässt aber die Kerne der Epithelialauskleidung noch deutlich erkennen [1]).

Da somit das ganze auf Schnitten durch conservirte Thiere sichtbare Gefässsystem der Bilharzia mit eigenen, zelligen Wandungen ausgekleidet ist, so muss ich es, entsprechend der früher von mir aufgestellten Eintheilung des excretorischen Apparates [2]), als eine reich entwickelte und gegliederte Endblase auffassen, wie wir sie ähnlich bei dem Dist. hepaticum, echinatum u. a. vorfinden. Das System der eigentlichen Gefässe würde demnach hinter diesem Endtheile folgen, wenn anders man aus dem Verhalten der verwandten Distomen Analogieschlüsse ziehen will. Ich habe jedoch einige Zweifel, ob solche Schlüsse für die Bilharzia das richtige treffen würden. Wie ich schon früher mitgetheilt habe [3]), ist es am lebenden Thiere

---

1) Vergl. hierzu auch meine Recherches sur la Faune parasitaire de l'Egypte, l. c. Pl. XI, Fig. 110.

2) Die Distomen unserer Fische und Frösche, Leuckart und Chun, Bibliotheca zoologica H. 16, 1894, pag. 170 f.

3) cf. Faune parasit. de l'Egypte, l. c.

unmöglich, von den Gefässen und den Capillaren etwas zusammenhängenderes zu erkennen; dagegen findet man bei beiden Geschlechtern ohne grössere Schwierigkeit die Flimmertrichter, die ausserordentlich klein, aber augenscheinlich sehr zahlreich sind. Sie messen nur 0,007 mm in der Länge und haben an ihrer Basis eine Breite von 0,003—0,004 mm. Bei genauerer Durchmusterung einiger meiner Serienlängsschnitte mit homogener Immersion fand ich nun bei Männchen und Weibchen (bei ersterem nur, bei letzterem besonders im Vorderkörper) Gebilde (Fig. 15, Taf. II), die unverkennbar Flimmertrichter waren und auch in der Grösse mit den lebend beobachteten durchaus übereinstimmten. Diese Trichterchen, deren Zahl eine ganz ansehnliche ist, setzen sich nach hinten zu auf den Schnittpräparaten in einen schwach körnigen, oft auch etwas schaumigen, aber wohl gefärbten Strang fort, der meist nur wenig gebogen, nach kurzem Verlaufe direct in das im Vorderkörper deutlich sichtbare Hauptgefäss übergeht, oder wenigstens bis unmittelbar an dasselbe heran sich verfolgen lässt. Nicht selten treffen auch mehrere solcher Stränge nahe bei einander zusammen und treten unmittelbar darauf gemeinsam mit dem Hauptgefäss in Verbindung; einigemale endlich sah ich auch eine augenscheinliche Theilung der Stränge in der Mitte ihres Verlaufes (Fig. 15). Bei genauerem Zusehen entdeckt man nun in diesen körnigen Strängen ein ausserordentlich feines, aber scharf begrenztes, helles Lumen von nur 0,0006 mm Weite, das leicht geschlängelt die Stränge durchzieht und einerseits in das des Hauptgefässes, andererseits in die Höhlung des Trichters übergeht. Das interessanteste aber ist, dass in den Strängen selbst augenscheinlich je ein grosser, spindelförmiger Kern sich findet, der buckelförmig nach aussen vorspringt und ganz zweifellos zu ihnen gehört; man sieht da, wo er liegt, die Masse der Stränge etwas sich verdicken, während das innere Lumen in seiner Weite nicht alterirt erscheint. Die Deutung dieser Befunde kann keinem Zweifel unterliegen: Die Stränge sind Capillaren, deren Wandungen von dem Protoplasmakörper einer einzigen, langgestreckten Zelle gebildet werden. Nach dem Ende zu geht die Capillare, wie erwähnt, in den Trichter über; die protoplasmatische Wand wird auf diesem so dünn, dass sie auch bei Anwendung der stärksten Systeme als

scharfe Linie erscheint, die nur manchmal äusserlich noch eine ungemein dünne, körnige Auflagerung zeigt. Die Begrenzungslinie des Trichters geht weiter an dessen Basis geschlossen um denselben herum, man erkennt hier nur eine ziemlich flach kuppenförmige Erhebung, die wie eine kleine Calotte der Trichterbasis aufsitzt und oft durch eine gerade Trennungslinie von dieser sich abhebt. Auf der Calotte sitzt im Innern die Wimperflamme auf, die vielfach in derselben undulirenden Gestalt fixirt ist, die sie im Leben zeigt. Eine Längsstreifung ist in ihr nicht deutlich zu erkennen; ihre Färbung ist ein wenig intensiver, als die des Protoplasmas der Wandzelle und absolut dieselbe, wie diejenige der Calotte. Nirgends habe ich eine Spur von der sonst so allgemein vorkommenden Deckelzelle, nirgends auch eine Spur wenigstens von ihrem Kerne gefunden, während in der Umgebung überall die sehr dunkel gefärbten Kerne der Parenchymzellen verstreut lagen. Schon bei der Untersuchung der Trichter des lebenden Thieres war es mir nie geglückt, der naturgemäss zu erwartenden Deckelzelle oder ihres Kernes ansichtig zu werden; ich schob damals die Ursache auf die Kleinheit des Objectes und die geringe Durchsichtigkeit des Körpers. Heute muss ich, auf Grund der hier eben geschilderten Erfahrungen, die Sache jedoch anderes betrachten: es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Flimmertrichter der Bilharzia keine Deckelzelle nach Art der Flimmertrichter bei den verwandten Trematoden besitzen.

Es wäre verfrüht, auf dieses vereinzelt dastehende Factum bereits weitergehende Schlüsse gründen zu wollen. So viel kann man allerdings als sicher wohl jetzt schon annehmen, dass das Fehlen der typischen Deckelzelle mit der zelligen Natur der Capillarwand auf das innigste zusammenhängt; die ganze Capillare dürfte hier in der That nichts anderes darstellen, als eine aussergewöhnlich langgestreckte und in ihrer Mitte durchbohrte Zelle. Bekanntlich sind die Flimmertrichter der Distomen und überhaupt der Plattwürmer bereits früher von Lang in dieser Art und Weise aufgefasst worden; für die von mir untersuchten Distomen bin ich neuerdings zu einer abweichenden Ansicht gekommen, für die Bilharzia kann dagegen die Richtigkeit der Auffassung Lang's kaum mehr bezweifelt werden. Es erhebt sich darauf-

hin naturgemäss sofort die Frage, ob wirklich innerhalb der Ordnung der Trematoden eine so verschiedene Bildung der Capillaren statt hat, oder ob nicht doch diejenigen der Distomen in einer etwas anderen Art aufgefasst werden müssen. Dass sie bei diesen durchaus kernlos sind, daran halte ich nach wie vor fest; möglicherweise könnte man aber, unter Berücksichtigung der bei Bilharzia herrschenden Verhältnisse, ihre Wandungen doch als die ausserordentlich in die Länge gestreckte Fortsetzung der Trichterwand, diese aber als Theil der Deckelzelle sich denken. Dass so stark ausgedehnte Partieen einer einzigen Zelle dann unmessbar fein werden müssen, wäre unschwer erklärlich, wohingegen bei Bilharzia, wo die Capillaren ganz ungewöhnlich kurz sind (ich habe sie kaum länger als 0,05 mm gefunden), diese äussere Wandung dicker und leichter kenntlich bleiben kann. Ein specifischer Unterschied zwischen Bilharzia und den Distomen besteht dann noch darin, dass bei der ersteren die Capillaren direct in die mit zelligen Wandungen versehenen und flimmernden Hauptcanäle des Excretionsapparates einmünden, während bei den letzteren ein viel längeres, oft den Körper mehrmals auf und ab durchziehendes Canalsystem zwischen beide sich einschiebt.

So erhebt sich hier eine ganze Anzahl neuer Fragen, deren Beantwortung späteren Untersuchungen vorbehalten bleibt.

Genitalapparat.

Der Genitalapparat der Bilharzia, der sich in so charakteristischer Weise von dem der verwandten Trematoden unterscheidet, ist von den früheren Untersuchern unseres Wurms am genauesten studirt worden und deshalb auch am vollständigsten bekannt. Es bleibt mir deshalb nur wenig richtig zu stellen oder zu ergänzen übrig. Beginnen wir zunächst mit dem Männchen.

Männchen.

Bereits Bilharz hat die wesentlichen Theile des männlichen Genitalapparates gesehen und auch in der Hauptsache richtig gedeutet. Er erkennt die in mehrfacher Zahl (4—5) vorhandenen Hoden kurz hinter dem Bauchnapfe im Beginne des Canalis gynaecophorus, vor diesen ein anderes, helles Bläschen mit einem Ausführungsgange, der an der Bauchseite mit gewulsteter Lippe frei nach aussen mündet (l. c. pag. 61). Leuckart

gibt (Parasiten 1. Aufl. pag. 621) die Zahl der Hoden auf 6—8 an, vermisst Cirrusbeutel mit Samenblase, und lässt den von der ventral gelegenen Genitalöffnung aufsteigenden Ausführungsgang fast geraden Weges nach hinten laufen und nur durch eine gewisse Dicke seiner Wandungen sich auszeichnen. Ein Zusammenhang des Canales mit den Hodenblasen wurde nicht beobachtet. Chatin, der zum Zwecke der Untersuchung die Würmer in einer schwachen Alkalilösung macerirte, berichtet, dass die Hoden in ihren peripheren Theilen von feinen Röhren gebildet werden, die sich nach unten zu in die Samencanälchen fortsetzen. Diese führen nach dem Vas deferens, welches nach kurzem Verlaufe sich gegen den Canalis gynaecophorus hin wendet. Vor seiner Endigung schwillt es in eine voluminöse seitliche Tasche an, die keine Spur von Samenblase, Cirrusbeutel etc. enthält und als sac prostatique bezeichnet wird (l. c. pag. 1004). Fritsch betont zunächst, dass die Mündung des Genitalapparates nicht direct hinter dem Saugnapfe, sondern in grösserem Abstande von demselben „in der Tiefe des Anfangsstückes vom Canalis gynaecophorus verborgen“ liege. Er stellt ebenfalls das völlige Fehlen besonderer Begattungsorgane fest und erkennt, wie Bilharz, 5 dicht gedrängt liegende Hodenblasen, die durch häutige Ausführungsgänge von erheblicher Weite zusammenhängen. Wo die Oberfläche der Leibeswand von dem gemeinsamen Ausführungsgange dieser Hoden beinahe erreicht ist, fügt sich linkerseits, wie eine Ausstülpung, ein anderer rundlicher Raum an, der den Hodenblasen an Grösse ungefähr gleich ist und den Fritsch als Samenblase anspricht. Blanchard wiederholt diese Angaben in voller Ausdehnung (Traité pag. 639, Hématoz. pag. 44). Leuckart gewinnt auf Grund seiner neueren Untersuchungen einen wesentlich vollkommeneren Einblick in den Bau und den Zusammenhang der einzelnen Theile des männlichen Apparates (Parasiten 2. Aufl. pag. 488 ff.). Die Hoden stellen ein einziges, zusammenhängendes Gebilde dar; die einzelnen Hodenbläschen communiciren bald durch eine weite Oeffnung miteinander, so dass das eine bruchsackartig dem Nachbar ansitzt, bald durch einen engen und kurzen Canal, der dann meist der Bauchwand angenähert ist. Man darf somit den ganzen Hodenapparat als einen zickzackförmig zusammengesetzten Canal betrachten, dessen Schenkel sich blasenartig erweitern, um dann als

scheinbar isolirte Säckchen zwischen die dorso-ventralen Muskelzüge des Körpers sich einzuschieben: die von Fritsch beschriebenen Specialausführungsgänge der einzelnen Hodenbläschen existiren demnach nicht. Der Hoden hat weiterhin nur einen einzigen Ausführungsgang, der, anstatt direct nach der Genitalöffnung sich zu begeben, zunächst parallel der Bauchfläche nach vorn zieht und von dort her in die halbmondförmig gebogene Samenblase eintritt. Aus dem hinteren Ende dieser letzteren tritt dann der Ductus ejaculatorius aus und begiebt sich direct nach der Genitalöffnung. Diese liegt dicht vor dem Eingang in den Canalis gynaecophorus; ein Penis fehlt, es hat auch nicht den Anschein, als wenn der Ductus selbst nach aussen sich ausstülpen könnte. In histologischer Hinsicht bestehen die Hoden aus einer dünnen und structurlosen Tunica propria; im Innern finden sich reife Samenelemente und Samenbildungszellen, welche letztere zu Strängen zusammengeordnet sind, die manchmal sogar anscheinend eine feine Begrenzung und ein inneres Lumen erkennen lassen; Leuckart findet hier also Verhältnisse, wie sie ähnlich schon von Chatin beschrieben wurden. Der Samenleiter ist eine Fortsetzung der Tunica propria der Hoden, die Samenblase besitzt ebenfalls kein Epithel, dagegen mitsammt ihrem Ausführungsgange eine dicke und derbe Wand mit deutlicher, wenn auch dünner äusserer Muskelauflagerung. Aehnliche Ringmuskeln umfassen auch den Ductus ejaculatorius; Drüseneinrichtungen fehlen.

Lortet und Vialleton bestätigen (l. c. pag. 34 f.), ohne etwas wesentlich Neues hinzuzufügen, diese Angaben von Leuckart — freilich in einer Weise, die mancherlei Bedenken wachruft und mehrfach den Eindruck erweckt, als ob die dem Gesehenen von den beiden Autoren gegebene Deutung wesentlich den Ansichten der früheren Untersucher zu Liebe erfolgt sei. Hodenblasen werden fünf angegeben; vor ihnen soll eine „Samenblase (vesicule séminale de Leuckart)“ liegen, die stark zweilappig sein könne und dann zwei Blasen zu bilden scheine. Diese sind auf den ersten Blick den Hoden ziemlich ähnlich(!) und könnten glauben machen, das 7 Hodenblasen vorhanden seien; indessen sollen sich die beiden vorderen Blasen deutlich von den Hoden unterscheiden durch ihren viel helleren Inhalt. Es wird hierzu auf eine Figur (23, Pl. V) verwiesen; auf dieser zeigen aber die in Rede

stehenden vorderen Blasen einen ebenfalls recht dunklen Inhalt, sie sind vor allem vollständig mit diesem angefüllt, wie die echten Hoden, und zum Ueberflusse findet sich in der Abbildung vor diesen beiden Körpern noch ein helles Bläschen gezeichnet, das in der Erklärung (im Texte ist es nicht erwähnt) als "vésicule et orifice génital" bezeichnet ist. Nach den durchaus übereinstimmenden Angaben aller früheren Beobachter ist nun die wirkliche Samenblase meist ganz leer oder nur mit wenig Inhalt gefüllt; sie unterscheidet sich auf den ersten Blick von den undurchsichtig körnigen Hoden durch ihre vollkommene Durchsichtigkeit und ist stets einfach. Genau dasselbe habe ich auch an allen meinen Präparaten beobachtet und es steht mir demnach ausser allem Zweifel, dass das von Lortet und Vialleton als vésicule et orifice génital bezeichnete Gebilde die wirkliche vésicule séminale de Leuckart ist, das von ihnen zur Samenblase gestempelte Ding aber nichts anderes als ein ganz gewöhnlicher Hoden. Die Zahl der Hoden bei Bilharzia beträgt zwar, soweit ich gesehen habe, stets 4 oder 5; aber in gar nicht seltenen Fällen sind die zwei oder drei vordersten Bläschen durch eine von der Peripherie ausgehende Einkerbung mehr oder minder tief in 2 Lappen gespalten (z. B. Fig. 1*B*, Taf. I), hängen aber an der Basis stets noch miteinander zusammen. Am tiefsten ist diese Einschnürung immer an den beiden vorderen, und diese können dann, wenn man nicht genau hinsieht, sehr wohl als zwei getrennte Bläschen erscheinen. Lortet und Vialleton haben dies jedenfalls gesehen, aber nicht verstanden; auf ihrer Abbildung erkennt man ohne weiteres die normalen 5 Hoden von denen die beiden ersten gespalten und daraufhin als gesonderte Blasen gezeichnet sind. Dadurch wächst die Zahl der Hoden scheinbar allerdings auf 7, und sie kann, wie auf der oben citirten Fig. 1*B*, Taf. I zu sehen ist, durch die hinzutretende Spaltung auch des dritten Hodens sogar bis auf scheinbar 9 steigen; es beziehen sich auf solche und ähnliche Bilder augenscheinlich die Angaben der älteren Autoren, die von 6 und 7 Hodenbläschen sprechen. Vielleicht beeinflusst durch Leuckart, der der Bilharzia „meist fünf" Hoden zuschreibt (was ja vollkommen richtig ist), haben dann Lortet und Vialleton ebenfalls 5 Hodenblasen angenommen, unglücklicher Weise aber Individuen mit gelappten Hoden vor sich ge-

habt. Hier blieben nach Abzug von 5 Blasen vorn noch Gebilde übrig und es entstand so die vollkommen irrige Auffassung des Genitalapparates, wie man sie in ihrer Arbeit wieder gegeben findet und vor allem auch auf ihren Zeichnungen erkennt. Es ist das aber noch nicht alles. Auf der in Rede stehenden Abbildung Fig. 23, Pl. V. sieht man zwischen erstem und zweitem Hodenbläschen — nach der Auffassung Lortet's und Vialleton's zwischen der gelappten Samenblase und dem ersten Hoden — einen dunklen Zellenstrang quer durch den Körper laufen. Von diesem Zellenstrange wird im Texte gesagt: „Le petit cordon foncé placé entre la vésicule séminale et les testicules correspond sans doute au canal étroit qui, d'après Leuckart, fait communiquer les glandes génitales mâles avec le réservoir séminal" (l. c. pag. 35). Daraus geht zunächst hervor, dass sie selbst bei aller gerühmten Genauigkeit ihrer Untersuchungen den betreffenden Canal nicht aufgefunden haben, was ja auch begreiflich genug ist, wenn man die Stelle im Auge behält, wo sie ihn, ihrer Auffassung nach, suchen mussten. Dass aber ferner dieser quer durch den Körper ziehende Gang ihrer Auffassung nach, „sans doute" identisch sein soll mit dem von Leuckart klar und deutlich als längs verlaufend beschriebenen Ausführungsgänge der Hoden, ist eine etwas kühne Behauptung und passt eigentlich nicht zu der gerühmten Genauigkeit der Untersuchungen von Lortet und Vialleton.

Gehen wir nun zu der Histologie der Hoden über, so sind ihre Angaben hier zum Theil ebenso bedenklich. Die äussere Wandung erscheint structurlos, wie es Leuckart angiebt. Im Inneren erkennen sie zweifellos die Querschnitte vor Epithelialröhren; sie lassen es ungewiss, ob hier die Hodenschläuche vorliegen, die bereits Chatin gesehen habe[1]); auf Leuckart's entsprechende Mittheilungen wird nicht Bezug genommen. Betrachtet man diese tubes testiculaires auf der gegebenen Abbildung (l. c. Pl. VI Fig. 25), dann erkennt man hier im Inneren der Hoden

1) Chatin giebt an (l. c. pag. 1004), seine Objekte in einer solution alcaline faible macerirt zu haben; Lortet und Vialleton nehmen Bezug hierauf, verwandeln aber die Methode Chatin's in eine macération dans un acide étendu (l. c. pag. 35). Bei so musterhaften Untersuchungen, wie den ihrigen, könnte die Literatur schon etwas musterhafter citirt werden!

eine Anzahl (3—4) unregelmässig runder, vollkommen leerer Hohlräume von höchstens dem $2^1/_2$fachen Durchmesser der Kerne der Hodenzellen. Die Wand der Hohlräume wird von einer einfachen Linie gebildet, in welcher eine oder zwei ganz flache, spindelförmige Verdickungen wohl Kerne andeuten sollen. Daneben finden sich kleinere ganz ähnliche Hohlräume, die bis zu der Grösse der Hodenkerne herabgehen! Unseren herkömmlichen Anschauungen nach entstehen nun die Samenelemente, wo solche Hodenröhrchen vorhanden sind, im Inneren dieser letzteren; auf der von Leuckart gegebenen Abbildung sind sie z. B. auch (cf. l. c. Fig. 221 pag. 493) dicht mit zelligen Elementen, älteren Entwicklungsphasen der Samenkörper gefüllt. Lortet's und Vialleton's sogenannte tubes testiculaires sind dagegen durchaus leer, die Entwicklungszustände der Samenelemente liegen zwischen den Querschnitten der Röhren, und es ist deshalb im Interesse der Wissenschaft lebhaft zu bedauern, dass die Verfasser keinerlei Andeutungen machen über die Beziehungen ihrer sogenannten Hodencanälchen zu den entstehenden Samenfäden.

Wenn ich nun zu einer Besprechung meiner eigenen Beobachtungen übergehe, so mögen zuvörderst einige Bemerkungen zu dem anatomischen Baue des männlichen Genitalapparates Platz finden. Ich kann hier die von Leuckart gemachten Mittheilungen vollständig bestätigen. Die Zahl der Hodenbläschen beträgt stets 4 oder 5; sie hängen in der Mittellinie des Körpers ventralwärts zusammen und treten von hier aus rechts und links alternirend nach den Seiten und besonders nach oben in den Körper hinein. Wie schon oben erwähnt, können die vorderen 2 oder (bei 5 Hoden) 3 dieser Bläschen sich spalten und dann zwei gesonderte Säckchen vortäuschen. Beide Theile vereinigen sich aber nicht nur, ehe sie mit dem gemeinsamen Ausführungsgange in Verbindung treten, sondern sie stehen auch nach derselben Seite, alterniren also nicht. Der erwähnte Ausführungsgang der Bläschen ist, wie Leuckart ebenfalls betont, nicht als besonderes Organ, sondern als gemeinsame Basis, quasi als ein Vorhof aufzufassen, an welchem die einzelnen Bläschen seitliche Aussackungen darstellen. Das hindert aber nicht, dass er meist von den Bläschen selbst ein wenig sich abhebt, und dann auf glücklich getroffenen Frontalschnitten als einheitlicher Gang erscheint (Fig. 16, Taf. II). Die Samenbildungszellen treten

nicht in ihn hinein (wenigstens normalerweise nicht) sondern beschränken sich auf die Säckchen.

Der Ausführungsgang der Hoden, oder, wie man jetzt richtiger sagen würde, des Hodens, der Samenleiter, läuft gerades Weges nach vorn und tritt von unten und vorn her in die Samenblase ein. Die von Leuckart geschilderten Lagenverhältnisse dieser letzteren wechseln übrigens nicht unbeträchtlich mit dem Contractionszustande der Thiere. Bei lang ausgestreckten Würmern ist die Samenblase lang, fast schlauchförmig und gerade gestreckt, ihr hinteres Ende reicht nicht bis an die vordere Hodenblase heran; bei stark zusammengezogenen Individuen dagegen ist sie halbmondförmig gebogen mit schräg nach vorn gerichteter Convexität, sie liegt dicht vor und theilweise neben der ersten Hodenblase. Die Genitalöffnung findet sich stets (Fig. 7, Taf. I) genau am Eingange in den Canalis gynaecophorus, niemals im Grunde desselben, wie Fritsch angiebt; der Mündungstheil selbst kann gelegentlich in Gestalt einer kurzen, papillenförmigen Erhebung von 0,02 mm Höhe und ungefähr demselben Durchmesser nach aussen sich erheben, liegt in anderen, ebenso häufigen Fällen aber völlig im Niveau der Umgebung.

Gehen wir nun über zu einer Besprechung des histologischen Aufbaues des Genitalapparates, so ist auch hier das Meiste schon von Leuckart richtig gesehen worden. Die „dicke und derbe Wand", die nach ihm die Begrenzung von Samenblase und Ductus ejaculatorius bildet, hat meiner Erfahrung nach ein vollkommen cuticulaartiges Aussehen. Sie lässt nirgends eine Spur von Kernen erkennen, zeigt sich dagegen schon in der Samenblase nach Innen zu in zahllose kleine Zöttchen zerspalten (Fig. 7, Taf. I), die offenbar dieselben Gebilde sind, die anderwärts den Ductus ejaculatorius auskleiden; in dem Ductus ejaculatorius selbst werden diese Zöttchen bedeutend höher und ähneln vollkommen denen des Oesophagus. Der Ductus hat eine ziemlich ansehnliche Ringmuskulatur, die sich bedeutend schwächer und schwerer sichtbar auch auf die Wandung der Blase fortsetzt. In der unmittelbaren Umgebung des Ductus zeigt sich im Parenchym des Körpers weiterhin eine ziemlich auffällige Anhäufung von Kernen; das Plasma der zugehörigen Zellen habe ich dagegen kaum deutlich abgegrenzt gefunden, und vermag so nicht bestimmt zu sagen, was diese Kerne zu bedeuten haben; gleichwohl ist es nicht un-

wahrscheinlich, dass die zugehörigen Zellen mit der cuticularen Auskleidung im Inneren in Beziehung stehen. Die Wandung des Samenleiters und der Hoden lässt Leuckart durch eine structurlose Tunica propria gebildet sein; diese Angabe ist irrig. Man findet vielmehr in der Begrenzung beider (Fig. 16, 17, Taf. II) sehr deutliche und gar nicht so spärliche, flache Kerne, deren Vorhandensein den zelligen Ursprung der Hodenmembran und ebenso der des Samenleiters zweifellos macht. Was nun schliesslich die Structur des Hodenblaseninhaltes anlangt, so haben Chatin und Leuckart (die Angaben Lortet's und Vialleton's zählen wohl kaum noch mit) diesem eine strangartige Anordnung zugeschrieben; die Samenelemente sollen in besonderen, durcheinandergeschlungenen Röhrchen entstehen. Ich muss nun offen bekennen, dass ich mich auf Grund meiner eigenen Beobachtungen an Bilharzia haematobia, so sehr ich mich auch bemühte und so viele Exemplare ich auch untersuchte, von der Existenz solcher Canälchen im Inneren der Hodenbläschen nirgends mit einiger Sicherheit habe überzeugen können. Wie bei wohl allen übrigen Trematoden — der von Chatin angestellte Vergleich der Hodenröhrchen der Bilharzia mit den Schläuchen des verästelten Hodens von Distomum hepaticum ist bereits von Leuckart als verfehlt zurückgewiesen worden — stellte bei den meisten meiner Individuen der Hodeninhalt eine einzige, zusammenhängende Masse dar, in der sich keinerlei strangartige Anordnung oder irgend welche Lückenräume nachweisen liessen. Bei einigen anderen Exemplaren, deren übrige Gewebe sich mangelhafter conservirt erwiesen, war der Hodeninhalt durchsetzt von mehr oder minder zahlreichen, hyalinen Blasen, die ich aber nach der Lage der Dinge als nichts anderes auffassen kann, denn als Producte des allmählichen Zerfalles der Hodenmasse. Die Blasen haben im übrigen durchaus das Aussehen, wie die von Lortet und Vialleton gezeichneten „Durchschnitte der Samencanälchen", erweisen sich aber bei Untersuchung der Nachbarschnitte als runde, allseitig geschlossene, aber wie dort vollkommen leere Gebilde. So kann ich die Zusammensetzung der Bilharziahoden aus einzelnen Röhrchen nicht bestätigen; mir scheint vielmehr, als ob das ganze Hodenbläschen als das Homologon eines Samencanälchens zu betrachten sei.

Der Inhalt der Hodenbläschen, und vor allem die Entstehung der Samenfäden, ist schwer zu analysiren. Einmal sind die Elemente, um die es sich hier handelt, ausserordentlich klein, dann aber scheint mir auch nicht ohne weiteres sicher, ob man die im Präparat sichtbaren Verhältnisse auch als noch normale ansehen kann. Allerdings zeigen in der Mehrzahl meiner Präparate die Kerne noch recht hübsch ihre Structur, Fäden, Schleifen der chromatischen Substanz, Nucleolen u. s. w. Ich habe deshalb auch versucht, aus den einzelnen Stadien den Process der Spermatozoenbildung zu erschliessen, möchte die folgende Darstellung jedoch nur unter aller Reserve geben (Fig. 17, 1—8, Taf. I). Die Untersuchung wird vor allem erschwert durch den Umstand, dass die einzelnen Phasen der Samenbildung augenscheinlich völlig regellos durcheinandergermischt sind, dass man also nicht, wie anderwärts so oft, durch die Lagerung der Elemente zu einander einen Rückschluss auf ihre zeitliche Aufeinanderfolge machen kann. Die kleinsten Zellen, die sich in dem Hodeninhalte vorfinden, haben runde Kerne von 0,0028 mm Durchmesser; das Protoplasma ist fein körnig, aber sehr schwach begrenzt. Die Kerne haben ein sehr dichtes Nucleingerüst und erscheinen deshalb stark gefärbt (1, Fig. 17). Allmählich quellen sie auf, und dabei wird ihr Gerüst lockerer, so dass man jetzt im Inneren einen auffällig schwächer als das Gerüst gefärbten Nucleolus erkennen kann (2, Fig. 17). In manchen Kernen derselben Grösse findet man an Stelle des gewöhnlichen Gerüstes einen augenscheinlich zusammenhängenden Kernfaden im lockeren Knäuelstadium (3), dagegen keinen Nucleolus mehr; ob hier nun eine Theilung der Samenzellen stattfindet, kann ich nicht sagen, da es mir nicht geglückt ist, irgend welche andere Phasen einer Theilungsfigur aufzufinden. Noch grössere Kerne des Hodeninhaltes, die jetzt bis zu 0,0056 mm messen, zeigen wiederum das Stadium 2 mit sehr lockerem Kerngerüst und Nucleolus (4). Nun scheint sich dieses Kerngerüst abermals zu einem Faden umzugestalten, der aber frühzeitig schon in einzelne Bruchstücke zerfällt; die letzteren ziehen sich an die Kernmembran heran, so dass jetzt das Innere mit dem Kernkörper vollkommen hell wird (5). In anderen Kernen derselben Grösse findet man die Chromatinfäden hauptsächlich an einem Pole des Kernes angesammelt (6), der bisher leicht gefärbte Kernsaft wird immer blasser und der

Nucleolus verschwindet. Die Kerne quellen jetzt noch etwas mehr auf und repräsentiren nunmehr ovale, ganz farblose Bläschen, an deren einem Pole stark gefärbte, kurze Chromatinstäbchen zu einem halbmondförmigen Körper sich zusammendrängen (7, 8; diese Elemente haben ebenfalls eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den von Lortet und Vialleton in ihrer Abbildung gezeichneten Durchschnitten der Hodencanälchen und könnten auch Originale derselben darstellen). An die erwähnten, kurzen Chromatinstäbchen scheint nun die Bildung der Samenkörper anzuknüpfen, vielleicht dass sie sich sogar direct in dieselben verwandeln; gewisses war hierüber freilich nicht zu eruiren. Die reifen Samenfäden sind schon von Leuckart erkannt worden; sie besitzen eine Länge von 0,0018 mm und lassen in ihrem vorderen, angeschwollenen Theile oft einen hellen Hohlraum erkennen, gleich als ob sie bereits wieder etwas Kernsaft aufgenommen hätten. Im übrigen habe ich sie so gefunden, wie es Leuckart beschreibt.

Sie finden sich bei den meisten der von mir untersuchten Individuen regellos vertheilt zwischen den Samenbildungszellen in den Hoden vor (Fig. 17), sammeln sich aber besonders in dem der Bauchfläche zugekehrten Theile, durch den die einzelnen Hodenbläschen mit einander communiciren. Die Samenbildungszellen lassen diesen Theil frei, so dass er als Ausführungsgang fungiren kann. Durch ihn gelangen die reifen Elemente nach der Samenblase, wo man gewöhnlich auch eine Zahl von ihnen vorfindet. Zwischen ihnen treten sehr regelmässig auch runde, scharf begrenzte Tropfen einer wenig färbbaren, sehr feinkörnigen Masse auf, die ganz wie ein Sekret aussehen. Da jedoch besondere Drüseneinrichtungen an dem Genitalapparate fehlen, so bleibt nur die Annahme übrig, dass die Tropfen dieser Substanz in den Hoden selbst bei oder neben der Bildung der Samenfäden entstehen. In der That findet man daselbst in den Zwischenräumen zwischen den Samenbildungszellen sehr regelmässig eine feinkörnige Masse, die hier nur noch nicht zu Tropfen zusammengeflossen ist.

Weibchen.

Die Hauptbestandtheile des weiblichen Genitalapparates sind schon von Bilharz gesehen und theilweise auch richtig

gedeutet worden. So fand er zu den Seiten des unpaaren Darmes die Dotterstöcke mit ihrem Ausführungsgange, vor der Wiedervereinigung der Darmschenkel das Ovarium mit seinem Ausführungsgange, und hinter dem Bauchsaugnapfe die Genitalöffnung (l. c. pag. 60 f.). Leuckart fügt (Paras. 1. Aufl.) diesen Angaben von Bilharz zunächst nur wenig hinzu, dagegen bringt Fritsch in seiner vorläufigen Mittheilung (l. c. pag. 409 f.) eine beträchtliche Zahl neuer Daten. Er beschreibt hinter der Genitalöffnung eine musculöse Erweiterung des Leitungsapparates; er erkennt zum ersten Male die Erweiterung des Uterus, die von Bilharz als „Kapsel" bezeichnet worden sein soll[1]) und deutet sie als Schalendrüse. Dieselbe hat die Gestalt einer oben leicht zugespitzten Frucht auf kurzem Stiele und ist innerlich von einem regelmässigen Epithele ausgekleidet, welches die Schale abscheidet. Die fertigen Eier sind als Ausgüsse des Innenraumes dieser Erweiterung zu betrachten und erhalten einen Seiten- oder einen Endstachel, je nachdem der am Hinterende in den Eibildungsraum einmündende „Oviduct", der dem Stiele der Frucht entspricht, seitlich oder rein terminal herantritt. Der Oviduct empfängt unmittelbar vor seinem Eintritt in den Raum den Dottergang; beide Gänge ziehen dann, sich umeinander schlängelnd, nach hinten, wo sie mit ihren respectiven Drüsen in Verbindung treten. Der Vitelloduct soll wegen seines unpaaren Auftretens und seiner relativen Weite als verlängerte Dotterblase angesprochen werden können; der Oviduct entspringt aus dem hinteren Ende

---

1) Ich will hier bemerken, dass ich in der Originalmittheilung von Bilharz diese Bezeichnung nicht habe finden können. Derselbe hat das in Rede stehende Organ überhaupt nicht gesehen, beschreibt vielmehr (l. c. pag. 60) einen „Eierleiter", der aus dem Eierkeim-Organ hervorkommend, „zwischen den beiden Darmästen nach vorne verläuft, vollkommene, mit Eierkeimen und Schalen versehene Eier enthält und an dem hinteren Rande des Bauchnapfes mündet". Aus den übrigen Mittheilungen pag. 74 und 455, l. c., besonders aber aus der Erklärung der Fig. K, Taf. XVII geht dagegen unzweifelhaft hervor, dass er mit dem Namen Kapsel nicht die Erweiterung des Uterus, sondern ein mit Seitenstachel versehenes, im Uterus gelegenes Ei meinte. Dass dasselbe in der Erweiterung gelegen war, scheint nach der Figur allerdings anzunehmen, indessen fand er die „Kapseln" auch anderwärts im Uterus und ebenso in den Organen der Bilharziakranken.

des Keimstockes, was früher schon von Leuckart gesehen worden war. Endlich glaubt Fritsch auch, einen Laurer-Stieda'schen Gang, der eine Begattungsscheide darstelle, aufgefunden zu haben. Die Ergebnisse der Untersuchungen Chatin's (l. c. pag. 1004) bleiben in mehrfacher Hinsicht hinter denjenigen von Fritsch zurück. Das Ovarium soll nach ihm von dem Uterus bedeckt und seitlich gelegen sein; es erstreckt sich von hinten nach vorn und steht durch einen ziemlich kurzen Oviduct mit der Schalendrüse in Verbindung; demnach scheint Chatin den Austritt des Keimganges aus dem Ovarium an dessen Vorderende zu suchen. Die „Schalendrüse" wird in derselben Weise beschrieben, wie es von Fritsch geschehen ist; der aus der Drüse hervorkommende Uterus bildet unmittelbar nach seinem Austritt eine beträchtliche Erweiterung, die nach Form und Lagerung dem Receptaculum seminis der Egel entsprechen soll. Bevor er ausmündet, bildet der Uterus dann nochmals eine Erweiterung. Auch Chatin glaubt endlich einen Laurer'schen Gang gesehen zu haben, und zwar „in der dem Oviduct, dem Dottergang und dem Uterus gemeinsamen (?) Gegend"; eine äussere Oeffnung wurde aber nicht beobachtet.

In der ausführlicheren Arbeit fügt Fritsch seinen bereits oben citirten Mittheilungen in der Hauptsache nur histologische Einzelheiten hinzu, auf die wir später zu sprechen kommen werden. Nebenbei gesagt, ist daselbst bezüglich eines Punktes, über den wir ebenfalls später zu sprechen haben werden, die Ausdrucksweise so unklar, dass es besonderer Aufmerksamkeit bedarf, den Autor zu verstehen; in der That sind auch bereits Missverständnisse dadurch hervorgerufen worden. Blanchard (Traité pag. 641, Hématoz. pag. 48) schliesst sich in seiner Darstellung hauptsächlich an die Mittheilungen von Fritsch an. Das Ovarium ist nach ihm (wie auch nach Chatin) gelappt (lobé), die Dotterstöcke werden als 2 Organe aufgefasst, die in der Mittellinie durch einen gemeinsamen Canal verbunden sind. Der Eileiter Fritsch's (von der Schalendrüse bis zu der Erweiterung vor der Mündung reichend) wird als Uterus, der Uterus von Fritsch (die Erweiterung selbst) als Samenreservoir bezeichnet. Die Beobachtungen Leuckart's (Paras. 2. Aufl. pag. 494 ff.) bestätigen und erweitern, was den anatomischen Bau des weiblichen Genitalapparates betrifft, in vielen Punkten diejenigen von

Fritsch; ein wesentlicher Fortschritt ist vor allem die Erkenntniss und richtige Deutung der Schalendrüse. Nicht die von Fritsch mit diesem Namen bezeichnete fruchtförmige Erweiterung des Uterus ist die Schalendrüse, sondern ein Complex körniger Zellen, die im Umkreise der Erweiterung liegen und Ausführungsgänge nach dem von hinten in sie eintretenden gemeinsamen Endstücke des Keim- und Dotterleiters entsenden. In der Erweiterung selbst vermisst Leuckart das von Fritsch, Chatin und Blanchard beschriebene Epithel, und fasst diese selbst als ein dem Ootyp der Distomen entsprechendes Gebilde auf. Kurz vor der Mündung des Uterus findet er endlich ebenfalls eine Verdickung desselben, die aber hauptsächlich durch eine Dickenzunahme der Wandungen an dieser Stelle bedingt wird. Weitere neue Thatsachen, die Leuckart noch mittheilt, betreffen in der Hauptsache histologische Verhältnisse. Die Ergebnisse der Untersuchungen Lortet's und Vialleton's weichen in folgenden Punkten von denen der früheren Autoren ab. Der gemeinsame Dottergang lässt deutlich und scharf zwei Theile unterscheiden. Ein hinterer, der den unpaaren Darm in ganzer Länge auf der Ventralseite begleitet, ist stets absolut frei von Muskelauflagerungen auf seiner Wand; der vordere, der zahlreiche Spiraltouren um den Oviduct beschreibt, hat solche Muskelauflagerungen. Die Dotterfollikel sind einfach, nicht gelappt, wie Fritsch sie zeichnet (l. c. Fig. *e* pag. 206). Die Schalendrüse wird in derselben Weise aufgefasst wie von Fritsch, Chatin und Blanchard; sie geht nach vorn in die Vagina über, die man indifferenterweise Uterus oder Vagina nennen kann (l. c. pag. 36). Die von Leuckart beschriebenen Drüsenzellen haben die Verff. niemals beobachtet. Keimgang und Dottergang münden gesondert, Seite an Seite in den „Schalendrüsenraum“ und nur bei einer Längsstreckung scheine es, als ob beide Canäle gemeinsam einmündeten. Bei verschiedener Contraction des Körpers soll dann der Austritt der Vagina aus dem Schalendrüsenraum gelegentlich auch auf die Seite geschoben werden können, was für die Entstehung der Eier mit Seitenstachel von Bedeutung sei. Die von verschiedenen älteren Beobachtern (Fritsch, Chatin, Leuckart etc.) aufgefundenen Erweiterungen und Verengerungen des Uterus finden sie bei ihrem Materiale nirgends und

betrachten in Folge dessen den Endtheil des Leitungsapparates von der Schalendrüse an als einheitliches Ganze.

Wenn ich nun zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen übergehe, so muss ich gleich von vorne herein bemerken, dass ich neue anatomische Thatsachen von irgend welcher Bedeutung nicht zu verzeichnen habe; in Bezug auf den feineren Bau der einzelnen Organe dürfte sich dagegen noch einiges bisher Unbekannte ergeben. Das Ovarium habe ich in der Mehrzahl der Fälle so getroffen, wie es Fritsch und Leuckart beschreiben; es repräsentirt in ganz jungen Weibchen einen stumpf spindelförmigen oder länglich ovalen Körper von 0,35 mm Länge, wogegen es bei alten Weibchen bis über 1 mm heranwächst. Seine Form wird dann unregelmässiger, das hintere Ende kolbig, das vordere allmählich verjüngt, die Seitenränder leicht eingebuchtet oder einander gleichlaufend geschlängelt; niemals aber habe ich eine gelappte Form des Keimstockes gesehen, wie es mehrfach angegeben worden ist. Es nimmt, namentlich in seinem hinteren Abschnitte, einen beträchtlichen Theil des Körperquerschnittes ein und wölbt die Rückenwandung nicht selten mehr oder minder stark nach aussen hervor. Dass die Lagerung des Keimstockes eine durchaus mediane ist, hat im Gegensatz zu Chatin, der sie als seitlich angiebt, bereits Leuckart berichtigt. Auf Totalpräparaten findet man den Keimstock allerdings regelmässig seitlich, doch kommt das von dem bei der Präparation angewandten Drucke her; auf Querschnitten liegt er stets median.

Der Inhalt wird aus Keimzellen verschiedener Entwickelung gebildet, aber ähnlich wie in dem Hoden der Männchen ist auch hier die Anordnung der einzelnen Stadien nicht so regelmässig, dass ein bindender Rückschluss auf ihre Aufeinanderfolge möglich wäre (Fig. 29, Taf. III). In dem blinden Ende bemerkt man, der Wand innen anliegend, deutlich selbstständige Zellen von ovaler Form, 0,0068 mm längerem Durchmesser (der übrigens der Wand parallel läuft) und ovalen Kernen von 0,0046 mm grosser Axe. Ein Theil von ihnen, der allgemein hinter der eben angegebenen Grösse ein wenig zurückbleibt, färbt sich desto stärker mit Reagentien (Fig. 29, 1), ein anderer ist weniger gefärbt (2, Fig. 29). Beide Zellenarten sind aber ohne Gesetzmässigkeit durch einander gemischt und bedecken die gesammte Innenwand des Keimstockes mit Ausnahme von ungefähr

dem letzten Drittel oder Viertel seiner Länge. Hier fehlen sie; auch erstrecken sie sich auf der Bauchseite nicht selten weiter nach hinten, als nach dem Rücken zu. Sie repräsentiren gleichzeitig aber nur die äusserste Schichte einer 0,025 mm und noch darüber in der Dicke messenden Lage von Zellen, welche die Wand des Keimstockes in der oben angegebenen Ausdehnung bedeckt, und die sich bei augenfällig gut erhaltenen Weibchen als zusammenhängende Masse scharf von dem inneren, anders aussehenden Inhalte absetzt. Gegen dem Innenraum zu werden die Zellen dieser Wandschicht ein wenig grösser (3, Fig. 29), und zu gleicher Zeit zeigt ein bemerkenswerth hoher Procentsatz von ihnen scharf gezeichnete Kerntheilungsfiguren, namentlich lockere Knäuelformen. In dem von der Wandschicht frei gelassenen Innenraum des Keimstockes liegt eine Zellenmasse, die den Eindruck macht, als ob sie von hinten nach vorn flösse oder passiv geschoben würde. Die Kerne dieser Zellen (die Leiber sind unregelmässig zusammengepresst und kaum von einander zu trennen) übertreffen im Hinterende des Ovariums an Grösse nur unwesentlich die der Wandschicht. Sie lassen im Inneren noch einen lockeren Fadenknäuel und einen in der Tiefe gelegenen Kernkörper erkennen (4, Fig. 29). Etwas weiter nach vorne sind die Kerne bereits auf 0,0075 mm gewachsen; in ihrem Inneren findet man jetzt ganz constant 2 Kernkörper, den einen davon rund und ziemlich stark gefärbt, den anderen etwas blasser, unregelmässig gestaltet und durch feine Chromatinfäden noch hier und da mit der Membran des Kernes in Verbindung stehend (5). Je mehr die Zellen nun von hinten her nach vorn, d. h. dem Ausführungsgange zugeschoben werden, desto mehr vergrössern sich die Kerne und der eine (dunkler gefärbte) der beiden Kernkörper, während der andere klein bleibt (6). Sind die Eizellen dann auf dem Niveau angekommen, wo der zellige, innere Wandbelag des Keimstockes aufhört, dann ergiesst sich der Strom in die Breite bis an die Eigenmembran des Ovariums heran und jetzt beginnen sich auch die einzelnen Eizellen von einander zu isoliren. Wegen ihrer unregelmässig vieleckigen Form sind sie auch jetzt noch schwer zu messen; isolirte (aus dem Keimgange) haben 0,0017 mm im Durchmesser mit Kernen von 0,0103 mm; in den letzteren ist jetzt der zweite Kernkörper völlig geschwunden, dagegen hat der andere eine Grösse von 0,004 mm erreicht

(Fig. 30). Diese Maasse sind, wie man sieht, um ein geringes kleiner, als die von Leuckart zuletzt angegebenen (0,018 bezügl. 0,012 mm Paras. 2. Aufl. pag. 496), dagegen etwas grösser als die früher angegebenen (0,015 bezüglich 0,008 mm, Paras. 1. Aufl. pag. 622).

Bei der Mehrzahl der von mir beobachteten weiblichen Würmer waren nun die eben geschilderten Verhältnisse, wie sie das Ovarium der besterhaltenen Exemplare zeigte, nicht mehr ohne Weiteres zu erkennen; vielmehr war hier, wenigstens im Hinterende, soweit der zellige Wandbelag reicht, der Inhalt mit Ausnahme der ganz wandständigen Zellen gleichsam durcheinander geschüttelt. Trotz alledem waren in allen Kernen die Structuren, und besonders die Fadenknäuel, in voller Schärfe erhalten geblieben; die reifen Eizellen nahmen, wie sonst, den breitesten Theil des Keimstockes ein.

Wie die einzelnen, hier geschilderten Phasen aus der Entwickelung der Eizellen untereinander zusammenhängen oder muthmasslich auseinander hervorgehen, habe ich nicht näher zu eruiren versucht; ich möchte auch mit der Beschreibung der Phasen selbst die Kritik nicht heraus fordern.

Die äussere Begrenzung des Keimstockes wird von allen bisherigen Beobachtern als structurlose Tunica propria angegeben; das stimmt jedoch nicht, denn sie lässt stets, wenn auch nicht überall gleich gut, flache eingelagerte Kerne erkennen und documentirt damit ihren zelligen Ursprung. Am spärlichsten sind diese Kerne gegen das vordere, d. h. dass blinde Ende des Keimstockes hin. Nach dem Ausführungsgange zu werden sie dagegen zahlreicher und damit sehr leicht sichtbar; in unmittelbarer Nachbarschaft der Mündung des Keimganges endlich entsteht nicht selten (cf. Fig. 25, Taf. III) ein vollkommen typisches Epithel von 0,004 mm Höhe, dessen Zellen fein senkrecht gestreift und mit Kernen von 0,004—0,005 mm Durchmesser ausgestattet sind. Auf seiner Aussenseite lässt dieses Epithel weiterhin deutlich eine einfache Lage unregelmässig paralleler Ringmuskelfasern erkennen, die aber um so mehr der Beobachtung sich entziehen, je weiter man an dem Ovarium nach dem blinden Ende zu fortschreitet.

Weit entfernt, allmählich in den Eileiter sich zu verjüngen, wie man das bis jetzt angenommen hat, setzt sich der Keimstock vielmehr sehr scharf durch einen dem Schluckapparat der

Distomen entsprechenden Ovarialsphincter gegen den Keimgang ab (Fig. 25). Derselbe ist freilich nicht immer gut und deutlich zu beobachten, was mit seinen wechselnden Contractionsverhältnissen zusammenhängt. Manchmal präsentirt er sich nur in Gestalt einer trichterförmigen Verjüngung der Ovarialbasis gegen den Anfang des Keimleiters hin; manchmal erscheint er aber auch in Gestalt einer deutlich markirten spindelförmigen Erweiterung zwischen Ovarialbasis und Beginn des eigentlichen Keimganges. Seine Wandung wird dabei in allen Fällen gebildet von dem Epithele der Ovarialwandung, welches sich in der oben zuletzt geschilderten Form in ihn hinein fortsetzt. Die Kerne der Zellen (Zellgrenzen sind nicht deutlich zu erkennen) liegen hier einander so nahe, dass man auf einem Querschnitte oft 4 und 5 findet (Sph. Fig. 25, Taf. III). Aeusserlich liegt diesem Epithele, jetzt bedeutend verstärkt, eine Ringmuskulatur auf, zu der sich möglicherweise, aber nicht scharf erkennbar, eine Längsfaserlage gesellt. Die Wirkungsweise des ganzen Apparates ist aus dem Zustande der Fig. 26 leicht zu erschliessen; während der einfach trichterförmigen Ruhelage treten in Folge der im Keimstocke herrschenden Turgenscenz die reifsten Keimzellen bis in die Spitze des Trichters. Weiter können sie hier zunächst nicht, denn die Ausflussöffnung des Trichters, d. h. der Uebergang in den Keimleiter, ist viel zu eng, nämlich nur 0,005 mm weit, wogegen die Eizellen bekanntlich 0,017 mm gross sind. Soll aber eine derselben nun doch hinausbefördert werden, dann beginnt eine leise Contractionswelle von hinten her; die der Spitze des Trichters zunächst gelegene Keimzelle wird wie in der Figur ersichtlich abgefangen, und jetzt mit Gewalt durch die enge Oeffnung hindurchgepresst.

Keimgang. Der Keimgang wendet sich, wie bekannt, fast sofort nach seinem Austritt aus dem Keimstocke ventralwärts, um unter dem letzteren hin nach vorn zurückzukehren. Ich habe indessen auch ein Weibchen angetroffen, wo er, anstatt direct nach vorn umzubiegen, erst auf eine Entfernung von noch 0,144 mm gerade nach hinten zog um nun erst umzukehren. In Bezug auf seinen sonstigen Verlauf habe ich nichts weiter zu sagen; dass er nicht „sehr kurz“ ist, wie Chatin behauptet, haben die folgenden Autoren schon berichtigt. Seine Länge scheint übrigens gesetzmässig mit dem Alter der Thiere zu wachsen. Ich habe

weiter oben schon von einem ganz jungen Weibchen gesprochen, bei dem die Vereinigung von Keim- und Dottergang bereits unmittelbar vor dem Vorderende des hier noch kurzen Ovariums stattfand. Bei einem etwas älteren Individuum von 0,41 mm Ovariallänge liegt die betreffende Vereinigung 0,11 mm vor der Spitze des Keimstockes; bei erwachsenen Individuen endlich beträgt die Entfernung zwischen den beiden in Rede stehenden Punkten 0,77 mm und darüber. Aus diesen Maassverhältnissen ergiebt sich, dass z. B. Leuckart für seine Untersuchungen nur jüngere Individuen zur Verfügung gehabt hat; es beträgt nach ihm die ganze Länge des Keimganges nur 0,6—0,7 mm, während die Vereinigung von Keim- und Dottergang nur 0,1—0,25 mm vor der Spitze des Ovariums gelegen sein soll. Bei erwachsenen Individuen ändern sich wie gesagt, diese Entfernungen noch ganz bedeutend.

Histologisch besteht die Wand des Keimganges aus einem flachen Epithel, dessen nicht übermässig zahlreiche, aber vollkommen deutliche Kerne flach buckelförmig in das Lumen hinein vorspringen (Fig. 25, 26, Taf. III).

In einigen Fällen habe ich hier, in Uebereinstimmung mit Leuckart, beobachtet, dass die innere Oberfläche des Keimleiters nicht glatt, sondern vielfach zerschlitzt aussieht und nach hinten in unregelmässige feine Spitzen ausläuft. Man könnte daraufhin vermuthen, dass ähnlich wie bei den Distomen, der Keimgang auf seiner inneren Oberfläche im Leben mit einem Flimmerepithel ausgestattet sei. Leider habe ich, so lange mir lebendes Material zu Gebote stand, auf diese Verhältnisse nicht geachtet, und so kann ich jetzt in der Frage keine bestimmte Entscheidung treffen.

Aeusserlich liegt dem Epithel eine einfache Lage feiner Ringfasern auf. Die letzteren sind, ohne das Epithel, bereits von Lortet und Vialleton, das Epithel ist ohne die Muskulatur bereits von Leuckart erkannt worden. Dass namentlich an der hinteren Umbiegungsstelle der Keimgang vielfach grössere Ansammlungen von Samenfäden, daneben aber auch Eizellen in verschiedener Zahl enthält, habe ich ebenso häufig und regelmässig beobachtet, wie Leuckart.

Zu der Lage und Anordnung des Dotterstockes habe ich ebenfalls nichts Neues hinzuzufügen. Was mich Wunder

nimmt, ist aber das, dass alle Autoren bisher „die Dotterstöcke" als paarige Organe beschreiben, trotzdem sie in keiner Weise Andeutungen irgend welcher Duplicität verrathen. Wir haben einen in der Mittellinie des Bauches nach hinten verlaufenden Dottergang, dem, wie bei Bilateralthieren nicht anders angängig, rechts und links symmetrisch die Dotterfollikel anhängen, also doch wohl ein durchaus einheitliches, unpaares Organ. Betreffs der Form der seitlichen Dotterfollikel behaupten Lortet und Vialleton, dass dieselben durchaus einfach, nicht gelappt seien, wie es Fritsch auf einer seiner (schematischen) Figuren angegeben habe. Nun ist zwar in der That diese Figur (Fig. *e* pag. 206) nicht ganz richtig, da die Einkerbung der Drüsenmasse nicht nach innen, sondern nach aussen gerichtet sein müsste (cf. Fig. 27, Taf. III); gelappt, und zwar so tief gelappt, dass die einzelnen Läppchen mehr isolirten und gestielten Bläschen gleichen, sind die Dotterfollikel aber doch, und sie gleichen damit den Dotterstöcken der verwandten Formen. Freilich liegen bei Bilharzia die einzelnen zunächst zusammengehörenden Bläschen immer vertical übereinander und sind deshalb auf Totalpräparaten (Lortet Fig. 10, Pl. II) nicht sichtbar, wohl aber auf Querschnitten wie in Figur 28. Die Wand der Dotterbläschen erschien mir lange Zeit dünn und structurlos; erst bei mehrmals wiederholter Untersuchung fand ich in ihnen zweifellose, aber sehr spärliche und auch flache kernhaltige Verdickungen, die eine zellige Structur dieser Wand beweisen und sie damit als derjenigen der Dotterfollikel bei den Distomen etc. entsprechend erscheinen lassen. In dem bauchständigen, medianen Dottergange, dessen Wandungen schon von Leuckart als zellig erkannt wurden (l. c. pag. 497), was Lortet und Vialleton wiederum leugnen (l. c. pag. 37), sind die Epithelzellen der Wand, d. h. nur in ihren Kernen deutlich erkennbar, bei weitem häufiger und deshalb leichter zu bemerken. Manchmal glaube ich hier auch bereits auf der Aussenfläche eine feine, unregelmässige Ringmuskulatur erkannt zu haben; indessen ist das nicht ganz sicher. Lortet und Vialleton sprechen dem medianen Dottergange bekanntlich, soweit er unter dem Darme verläuft, jede Ausstattung mit Muskelfasern ab und gründen darauf ihre Theilung des gesammten Dotterleitungsganges in 2 Hälften. Ich glaube kaum, dass dieselbe haltbar sein wird; denn der unter

dem Keimstocke hinweggehende Hauptdottergang hat ganz dieselbe Structur, wie der hintere, unter dem Darm liegende Abschnitt; höchstens, dass weiter nach vorn zu an ihm die äussere Muskelauflagerung auffällig stärker und damit deutlicher wird.

Von dem Hauptdottergange, der also von dem Vorderende des Dotterstockes nach der Schalendrüse hinzieht, wird nun in den früheren Arbeiten mehrfach ausdrücklich behauptet (z. B. Fritsch, zool. Anz. pag. 410, A. f. m. A. pag. 211, Lortet und Vialleton pag. 38), dass er sich um den ebenfalls gewundenen Keimgang „herumwindet". Diese Angabe erweckt ein vollständig falsches Bild von den gegenseitigen Lagebeziehungen der beiden Canäle; dieselben laufen in Wirklichkeit stets in dem gleichen Sinne nebeneinander nach vorn, ohne Drehung umeinander. Dabei liegt in dem mikroskopischen Bilde der Keimgang meist rechts, der Dottergang links, wie man es bei jüngeren Weibchen meist auch noch ohne Schwierigkeit beobachten kann. Bei alten, erwachsenen Thieren jedoch machen beide Canäle ziemlich ansehnliche Schlängelungen und es hat dann allerdings leicht den Anschein, als ob sie durcheinander geschlungen wären. Man überzeugt sich aber auch hier, auf Schnitten sowohl, wie auf Totalpräparaten, am besten und leichtesten natürlich am lebenden Thiere, zweifellos davon, dass keine Umeinanderdrehung stattfindet; wohl schieben sich die Schlingen beider Gänge bald über-, bald untereinander, kehren aber stets auf derselben Seite auch wieder zurück.

Eierleiter und Dotterleiter vereinigen sich, wie bekannt, schliesslich zu einem ziemlich kurzen, gemeinsamen Canale, der in den erweiterten und eigenthümlich umgebildeten Anfangstheil des Uterus eintritt. Ueber die Lage dieser Vereinigungsstelle habe ich schon oben einiges mitgetheilt; was nun die Vereinigung selbst anlangt, so ist dieselbe zuerst von Fritsch in seiner vorläufigen Mittheilung beschrieben worden (l. c. pag. 410); in der ausführlichen Arbeit (l. c. pag. 211) sagt dagegen derselbe Autor, dass beide Gänge unterhalb der Schalendrüse dicht benachbart, d. h. also doch wohl getrennt, münden. Leuckart erkennt dagegen die Vereinigung von Keim- und Dottergang zu einem kurzen, unpaaren Stücke, das seinerseits erst in die Uteruserweiterung eintritt, wiederum zweifellos (l. c. pag. 497). Nach Lortet und Vialleton sollen weiter

beide Gänge sich doch gesondert in den erweiterten Uterusanfang inseriren, und der Anschein einer gemeinsamen Einmündung soll nur durch passive Dehnung des Ganzen hervorgerufen werden (l. c. pag. 39). In Wirklichkeit existirt dieses Verbindungsstück aber deutlich auch bei nicht gedehnten, und ebenso auch bei ganz jungen Thieren; es kennzeichnet sich ausserdem als constante und wichtige Partie des weiblichen Genitalapparates dadurch, dass es, wie Leuckart bei Bilharzia crassa zuerst mit Deutlichkeit erkannte, die Ausführungsgänge der wirklichen, echten Schalendrüsenzellen in sich aufnimmt (Fig. 26, 23, Taf. III). Dieselben sind bei den jüngsten von mir beobachteten Bilharzien bereits deutlich vorhanden, lassen sich aber bei diesen auf dem Schnitte kaum, mit um so grösserer Deutlichkeit dagegen während des Lebens erkennen[1]). Bei älteren Individuen sind sie überall und vollkommen deutlich auch auf Schnitten erkennbar, nur Lortet und Vialleton haben trotz der gerühmten Genauigkeit ihrer Untersuchungen „niemals etwas Aehnliches“ beobachtet (l. c. pag. 38). Die Zellen haben auch bei Bilharzia haematobia durchaus das von Leuckart geschilderte Aussehen, ihre Grösse finde ich dagegen etwas bedeutender (0,013 mm gegen 0,009 mm nach Leuckart); der Kern misst 0,005 mm. Sie liegen besonders in den Seiten und auf dem Rücken, nur spärlich auf der Bauchseite, welche der gemeinsame Keim-Dotterleiter einnimmt (Fig. 23). Nach vorn und hinten erstrecken sie sich ziemlich weit, so dass ihre Ausführungsgänge theilweise einen Weg von 0,11 mm zurückzulegen haben. Diese Ausführungsgänge sind auf den Schnittpräparaten und besonders Querschnitten nicht gerade leicht herauszufinden, leichter auf Längsschnitten, zweifellos und in voller Ausdehnung dagegen bei dem lebenden Thiere. Sie treten hier deutlich in den gemeinsamen Keimdotterleiter, und zwar hauptsächlich dessen vorderen Theil (Fig. 27), und wahrscheinlich auch noch in den allerhintersten Abschnitt der unmittelbar folgenden Erweiterung des Uterus ein.

Dieser erweiterte Anfangstheil des Uterus ist bei ganz jungen Weibchen erst sehr wenig markirt, und würde vielleicht kaum auffallen, wenn man sein Vorhandensein an dieser

1) cf. hierzu Faune paras. de l'Egypte. Pl. XI, Fig. 109.

Stelle nicht von vorn herein erwarten müsste; bei älteren Weibchen ist er dagegen stets scharf und klar ausgebildet, auch seit Fritsch von allen Beobachtern constatirt worden. Seine Deutung ist freilich wechselnd; von Fritsch, Chatin, und neuerdigs wieder von Lortet und Vialleton als Schalendrüse aufgefasst, wurde er von Leuckart als eine dem Ootyp der verwandten Trematoden entsprechende Bildung angesprochen. Diese letztere Deutung ist nach der ganzen Lage der Dinge die allein richtige, und ich werde den in Rede stehenden Abschnitt von jetzt ab auch so bezeichnen. Er setzt sich stets ziemlich scharf auch gegen den folgenden, dünneren Uterus ab und hat bei erwachsenen Weibchen eine Länge von 0,1 mm oder etwas darüber; sein grösster Querdurchmesser liegt gewöhnlich hinter der Mitte und beträgt je nach der Füllung 0,04—0,05 mm, kann aber auch bis auf 0,09 mm heranwachsen.

In histologischer Hinsicht bietet der Ootyp einige Eigenthümlichkeiten dar. Von Fritsch, Chatin und Lortet und Vialleton wird beschrieben, dass er im Inneren von einem deutlichen, aus grossen Zellen bestehenden Epithel ausgekleidet werde; Fritsch bemerkt dazu noch, dass die Zellen dieses Epitheles „in Längsreihen“ angeordnet seien (l. c. pag. 210), was von Lortet und Vialleton (l. c. pag. 38) dahin gedeutet wird, als habe Fritsch eine Schichtung der Zellen übereinander angenommen; das ist aber durchaus nicht der Fall, und so wird denn auch ihre Verbesserung der Angabe Fritsch's gegenstandslos. Da sie ferner die echten Schalendrüsenzellen nicht auffinden konnten, so fassen sie natürlich das Epithel des Ootyps als Lieferanten der Schalenmasse auf, ähnlich wie das vor Entdeckung der Schalendrüsen von Fritsch und Chatin geschehen war. Leuckart hat dagegen das specifisch gebaute Epithel des Ootyps nicht auffinden können und hält aus diesem und auch aus anderen Gründen die Deutung als Schalendrüse für unrichtig (l. c. pag. 499). Wie sich dieser negative Befund möglicherweise erklärt, werden wir bald sehen; bei erwachsenen Weibchen ist die epitheliale Auskleidung aber wirklich vorhanden und zwar ganz in der von Fritsch beschriebenen und gezeichneten Art und Weise. Sie wird gebildet von nur undeutlich gegeneinander abgegrenzten, manchmal fein senkrecht zur Fläche gestreiften Zellen, deren Kuppen sich hier und da buckelförmig nach innen

vorwölben; ihre Höhe wechselt sehr (zwischen 0,009 und 0,0025 mm), die Kerne haben einen Durchmesser von 0,003—0,004 mm. Nach hinten setzt sich dieses Epithel in die zellige Auskleidung zunächst des gemeinsamen Keimdotterleiters und dann in die der getrennten Gänge fort. In dem Keimdotterleiter bemerkt man fast immer die beiden, bereits von Leuckart beobachteten (l. c. pag. 497), einander gegenüberstehenden Kerne (Fig. 24 *VOD*). Nach vorn geht das Epithel des Ootyps in die Auskleidung des Uterus über. So, wie hier geschildert, findet man die Verhältnisse aber nur bei den reiferen Weibchen; und auch bei diesen machen sich noch mancherlei Verschiedenheiten geltend, insofern nämlich das in Rede stehende Epithel nicht immer regelmässig die ganze Innenwand des Ootyps auskleidet. Es hört nach vorne zu mitunter eher auf, als der Uebergang in den Uterus erfolgt, manchmal auf der Rücken- oder Bauchseite noch eher als auf der entgegengesetzten; ganz vermisst habe ich es aber bei keinem der zahlreichen, von mir untersuchten älteren Individuen. Bei den jüngeren aber, und speciell bei einem, konnte ich keine Spur von ihm auffinden; der Ootyp war hier erst ganz wenig angeschwollen, und die charakteristische Auskleidung des Uterus war auch in ihm in ganzer Ausdehnung erkennbar; nach hinten folgte dann die ganz normale, zellige Auskleidung des Keimdotterganges. Wie dieses Factum zu erklären sein mag, weiss ich vor der Hand noch nicht anzugeben; jedenfalls aber beziehen sich auf ähnliche Befunde die oben angeführten abweichenden Beobachtungen Leuckart's. Dem Epithel des Ootyps liegt äusserlich weiterhin eine ziemlich kräftige Ringmuskellage auf, die Fortsetzung der entsprechenden Ausstattung des Keim- und Dotterganges. Besonders am Hinterende des Ootyps, also am Uebergang in den Keimdotterleiter, scheint diese Muskulatur einen recht kräftigen Sphincterapparat zu bilden, so dass die Communication hier manchmal nur 0,003 mm leichte Weite aufweist. Im Ootyp selbst liegt der Ringmuskulatur äusserlich noch eine feine Längsmuskellage auf, die an dem Sphincter am deutlichsten zu erkennen ist. Von der Existenz besonderer Dilatatormuskeln, die nach der Körperwand hinziehen würden, habe ich mich dagegen an keiner Stelle des Apparates zu überzeugen vermocht.

In diesem Ootyp erfolgt nun die Bildung der beschalten

Eier, wie man denn auch diese, in der Bildung begriffen oder eben gebildet, ziemlich häufig in ihm antrifft. Von den früheren Autoren sind mehrfach Versuche gemacht worden, die beiden so charakteristisch verschiedenen Formen der Eier, die mit End- und mit Seitenstachel versehenen, auf die Form- oder Contractionsverhältnisse des Ootyps zurückzuführen. Fritsch, als der Erste, der übrigens irrthümlicherweise die mit Endstachel versehenen Eier als die selteneren und ihre Bildung als Ausnahme auffasst (l. c. pag. 211), führt die Bildung derjenigen mit Seitenstachel auf eine nicht rein terminale, sondern etwas seitliche Einmündung des „Oviductes" in den Hohlraum des Ootyps zurück. Nachdem nun Fritsch vorher ausdrücklich den von der Genitalöffnung nach der Schalendrüse führenden Theil des Leitungsapparates als „Oviduct" bezeichnet hat, müsste man hier folgerichtig zu der Anschauung kommen, dass er mit den Worten „an der nach unten meist etwas excentrisch lagernden Einmündungsstelle des Eileiters" (pag. 210) die zwar etwas ventral, aber vorn gelegene Verbindung desselben mit der Schalendrüse meine. Im directen Anschlusse hieran werden die Beziehungen dieser seitlichen Einmündung, wiederum des „Oviductes", zu dem Seitenstachel der Eier geschildert und erst eine Seite später zeigt sich, aber ohne dass besonders darauf hingewiesen wird, dass Fritsch auch den hinten aus der „Schalendrüse" herauskommenden und nach dem Keimstocke führenden Gang als Oviduct bezeichnet. Man gewinnt dann die Ueberzeugung, dass der Verfasser auch vorher das Richtige gemeint hat, dieselbe kommt aber etwas spät und Missdeutungen können leicht eintreten; dass das geschehen ist, werden wir gleich sehen. Der Ansicht von Fritsch, dass die verschiedene Lage des Eistachels in der wechselnden Lage des Eileitereintrittes in den Eibildungsraum ihre Ursache habe, ist nun von Leuckart mit Recht entgegengehalten worden (l. c. pag. 500), dass dann die Bildung der beiderlei Eiformen auf verschiedene Individuen vertheilt sein müsste, während doch schon Bilharz beobachtet hatte, dass beide sehr oft nebeneinander in demselben Weibchen gefunden werden. Ausserdem konnte Leuckart eine seitliche Einmündung des Keimdotterganges in den Ootyp bei seinen Objecten nirgends constatiren. Lortet und Vialleton fassen nun thatsächlich die Angaben von Fritsch in der oben erörterten, irr-

thümlichen, aber für Ausländer durchaus begreiflichen Weise auf; sie schreiben Fritsch die Ansicht zu (l. c. pag. 39), dass er in der vorderen, theils terminalen, theils lateralen Insertion der Vagina (Lortet und Vialleton benennen den „Oviduct" Fritsch's mit diesem Namen) den Grund für die bald endständige, bald seitliche Lage des Eistachels suche. Lortet und Vialleton acceptiren diese Anschauung! Sie können also bei aller Genauigkeit ihrer Beobachtungen gar nicht gemerkt haben, dass im Uterus die Eier mit ihren Stacheln nach hinten gerichtet sind, obwohl das bereits Bilharz klar und deutlich gezeichnet hat (l. c. Taf. XVII, Fig. *K*). Bei einigem Nachdenken, so sollte man meinen, müsste ihnen ausserdem ein mit seiner Spitze nach vorn gekehrter Eistachel für die Ausstossung der Eier aus den Genitalwegen etwas unpraktisch erschienen sein. Nichts von alledem! Unter Berücksichtigung der Einwürfe Leuckart's, die sich aber, wie wir jetzt wissen, auf einen ganz anderen Theil beziehen, nehmen sie zur Erklärung nicht mehr eine constante, theils terminale, theils laterale Insertion des Uterus in die Schalendrüse an, wie Fritsch, sondern suchen die Differenzen in der Lagerung der Mündungsstelle durch Contractionszustände zu erklären. Es soll durch Contractionen des Körpers, welche natürlich auch die Form der Schalendrüse (i. e. also des Ootyps) beeinflussen, eine ursprünglich vorn gelegene Einmündung zeitweise auch auf die Seite gedrängt werden können, wodurch dann Eier mit Seitenstachel entstehen (l. c. pag. 40).

Dem ist nun zuvörderst nochmals entgegenzuhalten, dass die Entstehung der Eistacheln nicht an den vorn aus dem Ootyp austretenden Uterus, sondern an den hinten eintretenden gemeinsamen Keimdottergang anknüpft. Ich bin auf Grund verschiedener Beobachtungen, die ich zu machen Gelegenheit hatte, weiterhin zu der Ueberzeugung gekommen, dass überhaupt die Art des Eintrittes des Keimdotterganges in den Ootyp, den ich im übrigen, wie Leuckart, nur rein terminal gesehen habe, nicht maassgebend ist für die Lagerung des Stachels an dem fertigen Ei, sondern nur die jeweilige Lage, die eben das Ei zur Zeit seiner Bildung in dem Ootyp einnimmt. Unter normalen Verhältnissen wird sich dasselbe, wie leicht einzusehen ist, mit seiner Längsaxe in der Längsaxe des Ootyps orientiren; es füllt auch bei seiner Grösse den Innenraum desselben ziemlich

vollständig aus, was Fritsch ja bereits betont hat. Sein Hinterende liegt demnach dicht über der Eintrittsstelle des Keimdotterganges und bei der Umhüllung mit der Schale, die, wie ich anderwärts beobachtet habe, unter Druck von Seiten der Ootypwände und unter leichtem Rollen oder gleichsam Kneten erfolgt, tritt auch eine kleine Menge von Schalensubstanz in den zusammengezogenen Keimdotterleiter und formt dessen Innenraum ab. Auf diese Weise entsteht dann an dem hinteren Pole des Eies das bekannte, feine Spitzchen der Schalensubstanz. Die Eier mit Seitenstachel liegen nun, wie ich mehrfach gesehen, nicht der Länge nach in dem Ootyp, sondern schief zu dessen Axe. Es befanden sich in diesen Fällen öfters ausser dem Ei noch andere Inhaltsmassen, besonders abortive Ei- und Dotterzellen im Ootyp, so dass das Ei, welches normalerweise den Innenraum ganz ausfüllt, nicht genügend Platz hatte und zur Seite gedrängt wurde. Dabei ragte ein verhältnissmässig ganz ansehnlicher Theil desselben in den Eintritt des Keimdotterganges hinein, der jetzt offenbar nicht im Stande ist, sich völlig zu schliessen und auf diese Weise die Bildung des grossen und starken Seitenzapfens zu verhindern. In andern Fällen mögen es nicht, wie hier, Dottermassen etc. sein, welche das im Ootyp sich bildende Ei aus seiner gesetzmässigen Stellung herausdrängen, sondern vielleicht früher gebildete, aber noch nicht ganz aus dem Ootyp entfernte Eier; vielleicht endlich kommen hierbei auch noch andere Ursachen in Betracht. Sicher bleibt unter allen Umständen, dass nur die Lage, welche das in Bildung begriffene Ei im Ootyp gerade einnimmt, es ist, welche die verschiedene Lagerung des Eistachels herbeiführt.

An seinem vorderen Ende geht das Ootyp nun über in den Uterus, wie ich schon betont habe, die allein richtige Bezeichnung dieses Theiles des Leitungsapparates. An diesem Uterus sind nun von verschiedenen Beobachtern (Fritsch, Chatin, Leuckart) mehrfach besondere Abtheilungen, die sich durch abweichende Weite, verschiedene Ausbildung der Muskulatur und der inneren Auskleidung als gesonderte Partieen kenntlich machen sollen, beschrieben worden. Nur Lortet und Vialleton können keine irgendwie selbstständigen oder in bestimmter Weise markirten Abtheilungen auffinden und halten demnach den gesammten Uterus für durchaus einheitliches Gebilde. In diesem Punkt

stehen nun meine eigenen Erfahrungen mit den ihrigen vollkommen in Einklang; auch mir ist es nicht geglückt, weder an lebenden Thieren, noch an Totalpräparaten, noch endlich auf Schnittserien an dem Uterus irgend welche constant auftretenden Verdickungen oder Erweiterungen zu erkennen, die man als selbstständige Bildungen hätte auffassen können. Es geht aus den Mittheilungen der älteren Autoren nicht mit Bestimmtheit hervor, ob sie ein reichlicheres Vergleichsmaterial benutzten; immerhin dünkt es mir wahrscheinlich, dass die von ihnen beschriebenen, scheinbaren Sonderabtheilungen des Uterus nichts als zufällige, locale Verdickungen, Contractionen etc. waren. Der Uterus zieht bei jungen Würmern in fast gerader Linie von dem Ootyp nach der Genitalöffnung hin; bei älteren zeigt er in seinem Verlaufe zahlreiche Windungen, die jedoch seitlich die Darmschenkel nicht überragen; auf dem ganzen Verlaufe aber finden sich nirgends auffällige Volumschwankungen; nach der Genitalöffnung verjüngt er sich ganz allmählich und hat kurz vor der Genitalöffnung nicht mehr als 0,015 mm Dicke; über das Aussehen, welches er bei starker Füllung mit Eiern zur Schau trägt, habe ich bis jetzt keine Erfahrung. Seine Länge wechselt mit dem Alter ziemlich bedeutend, ist auch von den Autoren recht verschieden angegeben worden. Fritsch (l. c. pag. 203) nennt (für ein Weibchen von 8 mm Länge) 0,6 mm, also reichlich den 13. Theil der Gesammtlänge; Leuckart findet dagegen (l. c. pag. 501) bei „grösseren“ Würmern schon einen Uterus von fast 2 mm Länge. Meinen Erfahrungen nach steigt dieselbe noch höher; ein Exemplar von 10,8 mm wies ihn über 2,27 mm, ein etwas grösseres, dessen Körpermaass ich nicht mehr feststellen kann, über 2,5 mm lang auf, also schon von ungefähr dem fünften Theile der Gesammtlänge. Das Maximalmaass, welches ich gefunden habe, ist 3,25 mm; die Länge des zugehörigen Thierkörpers kann ich leider auch nicht mehr angeben.

Histologisch besitzt der Uterus äusserlich ein doppeltes System von nicht ganz regelmässig verlaufenden Ring- und Längsmuskeln, von denen die ersteren zu innerst liegen. Beide Faserschichten gehen direct in die des Ootyps über. Was die innere Auskleidung anlangt, so hat Fritsch hier „ein deutliches Epithel nicht erkennen können“ (l. c. pag. 210); Leuckart spricht von einem flachen Epithelbelage, der in dem birnförmigen Endstücke

(i. e. dem Ootyp) eine etwas stärkere Entwickelung besitze (l. c. pag. 500), Lortet und Vialleton endlich lassen sie ebenfalls gebildet sein von einer „Epithellage, deren Structur sehr schwer zu erkennen ist“. Der Innenrand derselben ist nicht geradlinig, sondern découpé en festons saillants, die nach dem Lumen des Canals zu vorspringen und dieses manchmal vollkommen verschliessen können (l. c. pag. 41). Ich meinerseits bin nun zu der Ueberzeugung gekommen, dass bezüglich der inneren Auskleidung des Uterus von einem typischen Epithele keine Rede sein kann, da sich in ihr nirgends Spuren von Kernen auffinden lassen. In einer meiner Frontalschnittserien ist der Uterus auf eine Länge von 2,34 mm seiner Axe parallel getroffen und in dieser ganzen, auf einmal übersehbaren Länge ist nichts von Kernen zu bemerken, ebenso wenig wie auf irgend einem der anderen Serien- und Total-Präparate. Dagegen zeigt sich die auskleidende Masse, die eine ziemlich gleichmässige Höhe von 0,002 mm besitzt, nach innen zu in der bereits von Lortet und Vialleton gesehenen Weise in feine Stäbchen oder Zöttchen zerschlitzt, die bis auf ihre geringere Grösse durchaus denen gleichen, die wir im Oesophagus bereits vorfanden. Demnach erscheint es zweifellos, dass wir es hier entweder mit einem völlig metamorphosirten Epithel, oder aber mit einer Art Cuticula zu thun haben; bedeutungsvoll für letztere Auffassung könnte im Uebrigen der Umstand sein, dass der Uterus äusserlich manchmal ziemlich auffällig von zahlreichen Kernen des Parenchyms begleitet wird. Eine definitive Lösung der Frage wird aber nur der Verfolg der Entwicklungsgeschichte bringen können.

Die Genitalöffnung liegt, wie bekannt, dicht hinter dem Bauchsaugnapfe, und wird von dem freien Rande desselben nicht selten ganz bedeckt. Auszeichnungen irgend welcher Art habe ich an ihr nicht aufgefunden (Fig. 22, Taf. III).

Leipzig, 30. Mai 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—III.

Die Figuren sind sämmtlich mit Hülfe des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen; Zeichenfläche in der Höhe des Objecttisches. Die in Klammern den Figuren beigesetzten Vergrösserungen sind durch directe Vergleichung der Objecte mit den Zeichnungen festgestellt.

Durchgehende Buchstabenbezeichnung.

BR = Bauchrinne.
BSN = Bauchsaugnapf.
C = Cuticula.
CC = Cerebralcommissur.
DE = Ductus ejaculatorius.
DG = Dottergang.
DM = Diagonalmuskeln.
Dr = Drüsenzellen.
DSt = Dotterstock.
Ex = Excretionsgefässe oder Blase.
GC = Cerebralganglion.
GZ = Ganglienzellen.
H = Vorderstes Hodenbläschen.
HLN = Hauptlängsnerv des Hinterkörpers.
J = Darm.
LM = Längsmuskeln.
MSD = Mündungen der Schalendrüsen.
NDA = Vorderer Rückennerv.
NDP = Hinterer Rückennerv.
NLA = Vorderer Seitennerv.
NS = Nervensystem (Gehirn).
NVA = Vorderer Bauchnerv.
NVP = Hinterer Bauchnerv.
Od = Eileiter.
Oe = Oesophagus.
PG = Porus genitalis.
PM = Parenchymmuskeln.
PZ = Parenchymzellen.
RM = Ringmuskeln.
RN = Ringnerven.
RSN = Retractormuskeln des Bauchsaugnapfes.
SB = Samenblase.
SD = Schalendrüsen.
Sp = Spermatozoen.
Sph = Ovarialsphincter.
SZ = Subcuticularzellen.
Ut = Uterus.
VOD = Gemeinsamer Keimdotterleiter.
Z = Rückenwarzen des Männchens.

Tafel I (Männchen).

Fig. 1. Vier verschiedene Männchen, um die wechselnde Gestaltung des Darmapparates zu zeigen; in *C* ist ausserdem das Körpernervensystem eingezeichnet.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch den Vorderkörper. Der Schnitt trifft den verdickten Anfangstheil des Oesophagus in der Mitte, den verschmälerten hinteren nur ganz oberflächlich, so dass dort die Muskulatur zu erkennen ist.

Fig. 3. Aus einem Sagittalschnitt durch ein sehr stark contrahirtes Thier; die Rückenpapillen treten sehr stark nach aussen hervor, in den dorsalen Längsmuskeln zeigen sich viele Contractionscentren.

Fig. 4. Aeusserste Parthie von einem Sagittalschnitt; man sieht die hier wenig vorgewölbten Warzen von der Fläche, ausserdem den Hautmuskelschlauch; unten in der Mitte quergeschnittene Parenchymfasern.

Fig. 5. Seitlicher Sagittalschnitt durch ein mässig contrahirtes Individuum, der einen der Hauptlängsstämme des Excretionsapparates trifft; Diagonalmuskeln unter der Rückenrinde.

Fig. 6. Aus einem Querschnitt durch den Rücken eines stark gestreckten Thieres. Rückenpapillen völlig verflacht, Parenchymzellen, Längsfasern des Rückens zwischen den Parenchymzellen liegend und nach innen durch die Diagonalmuskeln scharf begrenzt.

Fig. 7. Medianer Sagittalschnitt durch Ductus ejaculatorius und Anfangstheil der Samenblase. Ductus etwas gebogen und deshalb im mittleren Theile von der Oberfläche gesehen, ebenso die obere Partie der Samenblase. Kernanhäufung um den Ductus.

Fig. 8. Querschnitt kurz vor dem Schwanzende. Keine Rückenwarzen mehr, einfacher Excretionscanal, ventrale Commissur der beiden Hauptlängsnervenstämme.

Fig. 9. Reife Spermatozoen aus der Samenblase.

Tafel II (Männchen).

Fig. 10. Querschnitt durch den Vorderkörper auf der Höhe des Nervensystems. Drüsenzellen um den Oesophagus.

Fig. 11. Querschnitt ungefähr durch das Centrum des ziemlich stark in seinen Fuss hineingezogenen Bauchnapfes. Retractormuskeln desselben; 2 Längsnervenstämme jederseits mit verbindenden Commissuren.

Fig. 12. Querschnitt durch den Hinterkörper. Der linke Darmschenkel macht unmittelbar unter der Schnittfläche eine Biegung, ein Bündel Parenchymfasern zieht in dem Winkel hindurch. Stachelband auf dem inneren Seitenlappen.

Fig. 13. Aus einem Sagittalschnitte durch ein der Längsaxe nach stark eingerolltes Thier. Theilung der dorsalen Längsmuskeln und Insertion derselben an die Oberfläche; Subcuticularzellen; verflachte Rückenpapillen.

Fig. 14. Aus einem Längsschnitt durch den Oesophagus; im oberen Theile nur noch seine äussere Längsmuskulatur von dem Schnitte mitgenommen. Ausführungsgänge und augenscheinliche Mündung der Drüsenzellen in den Oesophagus.

Fig. 15. Excretionscanälchen mit Endtrichtern und Kernen aus einem Schnitte durch den Vorderkörper.

Fig. 16. Frontalschnitt, der zufällig den gesammten Ausführungsapparat der Hodenbläschen trifft, rechts und links die Eingänge in die Bläschen, deren mehrere gelappt (cf. pag. 83). Im Par-

enchym Querschnitte von Parenchymmuskeln, unten Anschnitt des Canalis gynaecophorus.
Fig. 17. Parthie aus einem Hoden (cf. pag. 86).
Fig. 18. Reconstruction des Nervensystems. Oesophagus mit seinem Drüsenbelag, vier Hodensäckchen mit Verbindungs- und Ausführungsgang. * = Verbindungsstelle der beiden hinteren Nerven.

Tafel III (Weibchen).

Fig. 19. Querschnitt durch den Körper auf der Höhe des Nervensystems; Oesophagus mit seinem Drüsenmantel stark ventralwärts gedrängt.
Fig. 20. Dasselbe, etwas weiter hinten durch die ösophagealen Drüsenmassen.
Fig. 21. Querschnitt auf der Höhe des Bauchsaugnapfes; die Darmschenkel sind bereits völlig isolirt.
Fig. 22. Querschnitt durch die Genitalöffnung, die gerade angeschnitten ist.
Fig. 23. Querschnitt zwischen Genitalöffnung und Ootyp; Darmlumina mit Epithel, Uterus mit Cuticula.
Fig. 24. Querschnitt durch den gemeinsamen Keimdottergang, in welchem gerade ein Ei. Darmlumina sehr eng, Schalendrüsenzellen deutlich sichtbar.
Fig. 25. Dasselbe durch den Ovarialsphincter, Darmlumina beträchtlich grösser, Keim- und Dottergang mit ihren epithelialen Wandungen.
Fig. 26. Frontalschnitt, etwas schräg, durch das Ende des Keimstockes. Ovarialsphincter, Keimgang mit Samenfäden, Dottergang. * = Uebergang zwischen Sphincter und Keimgang.
Fig. 27. Sagittalschnitt durch Ootyp und Schalendrüse; Epithel des ersteren wohl entwickelt, im Innern ausser Keim- und Dotterzellen zahlreiche Spermatozoen; letztere auch zahlreich noch weiter vorn im Uterus.
Fig. 28. Querschnitt durch den Hinterkörper mit unpaarem Darme und Dotterstöcken; Dottergang auf der Bauchseite.
Fig. 29. Entwicklungsstadien der Keimzellen aus dem Keimstocke (cf. Text pag. 91 f.).
Fig. 30. Reifes Ei aus dem Keimgange.

(Aus dem physiologischen Institut zu Breslau.)

Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung.

Von

cand. med. **H. Sauer.**

Hierzu Tafel IV.

Sekretorische Veränderungen der Epithelien von Drüsen wurden seit den grundlegenden Forschungen Heidenhain's (12) vielfach gefunden. Inbetreff der Niere verliefen aber die Untersuchungen ohne Erfolg, zumal hier eine sekretorische Veränderung von vornherein anzunehmen nicht nothwendig schien, da ja die Nieren Drüsen sind, die nicht aus sich heraus Sekretionsmaterial bereiten, sondern zum grössten Theil bereits schon im Blute vorgebildete Stoffe ausscheiden. Erst in neuester Zeit machten auch an diesem Organ einige Histologen auf sekretorische Unterschiede der Epithelien aufmerksam. Besonders war es Disse (3), welcher solche Veränderungen an der Niere eingehend beim Menschen und bei Säugethieren zum Gegenstand der Untersuchung machte. Seine Ergebnisse fanden aber bei Physiologen berechtigte Zweifel, da Disse (3) keine einschlägigen Versuche an Thieren angiebt, sondern nur aus histologischen Verschiedenheiten an einzelnen Nierenschnitten sekretorische Veränderungen ableitet.

Professor Heidenhain betraute mich mit der Aufgabe, die sekretorischen Veränderungen, welche Disse (3) an den Epithelien der gewundenen Kanälchen beobachtet hat, an Thierversuchen zu prüfen. Seit Heidenhain (10, 11, 12) sich mit der Histologie der Niere in dem Jahre 1874 beschäftigte, hat die Technik so grosse Fortschritte gemacht, dass sich bei der Anwendung und Prüfung der heutigen Methoden eine genauere Erkenntniss der histologischen Bestandtheile der Niere erwarten liess. Hierbei hatte ich zwar manche Hindernisse zu überwinden, aber es ist mir doch gelungen, Resultate zu erhalten, welche, wie

ich zu glauben wage, zur Förderung der Histologie und Physiologie der Niere beitragen werden.

Beim Studium der Nierenepithelien begegnete ich grossen Schwierigkeiten. Sie bestehen in der Fixation des frischen Gewebes und der sich daran anschliessenden Technik. Erst nach zahlreichen Misserfolgen gelangte ich zu befriedigenden Ergebnissen. War ich aber so selbst durch eine Reihe von Irrthümern gegangen, welche mir meine ersten mikroskopischen Nierenschnitte aufdrängten, so konnte ich um so sicherer bei der Durchsicht der diesbezüglichen Literatur zu der Ueberzeugung kommen, dass die Forschungen einzelner Histologen, so auch die von Disse (3) angestellten Untersuchungen vielfach Ergebnisse enthalten, deren Grund in einer für die Nierenepithelien nicht ausreichenden Fixationsmethode zu suchen ist. Es sei mir daher verstattet, zuerst über meine gewonnene mikroskopische Technik zu berichten.

Untersuchungs- und Fixationsmethoden für das Nierengewebe.

Schon die Untersuchung frischen Gewebes ist wegen der ausserordentlichen Empfindlichkeit der Epithelien sehr erschwert. Die als physiologisch bezeichnete 0,6 % Kochsalzlösung hat für dieses Gewebe keine Berechtigung. Sie lässt die Nierenzellen aufquellen und zerstört ihren normalen Bau. Von anderen Zusatzflüssigkeiten benutzte ich Serum, Augenkammerwasser und den Urin des Thieres, wie es Schachowa (38) empfiehlt. Am besten hat sich mir das Augenkammerwasser bewährt oder die Beobachtung des frischen Gewebes ohne Zusatzflüssigkeit. Bei letzterer Untersuchungsmethode muss man aber ziemlich schnell vorgehen, da in kurzer Zeit theils durch Verdunsten des Gewebssaftes, theils durch innere Quellung das mikroskopische Bild unkenntlich wird.

Als Isolationsflüssigkeit benutzte ich 5 % molybdänsaures Ammoniak, 5 % neutrales chromsaures Ammoniak, Ranvier'schen Drittelalkohol und Jodserum, bereitet aus Amnionflüssigkeit und aus Augenkammerwasser. Ueber den Werth dieser einzelnen Agentien möchte ich mich erst bei meinen Anschauungen über die Histologie der gewundenen Kanälchen äussern.

Um Nierenstückchen zu fixiren ist es höchst wünschens-

werth, die Drüse sogleich nach dem Tode dem Thiere zu entnehmen. Hierin liegt ein grosser Uebelstand für die Pathologie, da sie nicht in der Lage ist, die Organe gleich nach dem Ableben, sondern erst nach mehreren Stunden zur mikroskopischen Bearbeitung verwerthen zu können. Bei manchen Gewebsarten mag es ja nicht so von Belang sein, als gerade bei der Niere, wo schon in verhältnissmässig kurzer Zeit nach dem Tode störende Veränderungen eintreten.

Von den gebräuchlichsten Fixationsmitteln habe ich eine grosse Zahl geprüft, auch einige neue mir zusammengesetzt, befriedigende Resultate gewann ich an Säugethiernieren zuerst gar nicht. Ich bediente mich daher eine Zeit lang ausschliesslich des Frosches als Versuchsobjekt, da ich an diesem Thiere schneller zu genügenden Resultaten gelangte; denn nach meinen Erfahrungen fixiren sich die Nieren von Warmblütern nicht so leicht als die von Kaltblütern. Zudem machte ich noch die Beobachtung, dass die verschiedenen Abtheilungen der Harnkanälchen am Frosche von ein und derselben Fixirungsflüssigkeit nicht in gleicher Treue festgehalten werden. Einmal war die zweite Abtheilung mit hohen Zellen und Bürstenbesätzen gut erhalten, dagegen die vierte Abtheilung, die Stäbchenkanälchen schlecht, und bei einer anderen Flüssigkeit fand ich das Gegentheil. Die grosse Schwierigkeit, Nierenstückchen gut zu fixiren, kann ich mir nur aus dem hohen Quellungsvermögen des Gewebes erklären und die Verschiedenheit der Erhaltung in einzelnen Kanalabschnitten, vermuthe ich, wird darin ihren Grund haben, dass wie die hohen Zellen den Stäbchenepithelien gegenüber eine andere physiologische Verrichtung haben, ebenso diese beiden Kanalabschnitte eine verschiedene chemische Zusammensetzung ihres Protoplasmas aufweisen. In dieser Auffassung haben mich auch die Versuche Fischer's (4) bestärkt.

Was sehen wir eigentlich in einem mikroskopischen Bilde? Nicht mehr das lebendige, thätige, niemals ruhende Protoplasma der Zelle, sondern die Leiche der Zelle, ein Gerinnungsbild der Eiweisskörper in der Zelle, je nachdem das eiweissfällende Mittel auf dieselbe eingewirkt hat. Verschieden ist aber die Einwirkung der einzelnen Fixationsmittel auf denselben Eiweisskörper und desselben Fixationsmittels auf verschiedene Eiweisskörper. So hat Fischer (4) in sehr geschickter Weise Holundermark-

zellen mit mehreren Eiweisskörpern von verschiedener Constitution injizirt und dann mit eiweissfällenden Flüssigkeiten, besonders mit Osmiumsäuregemischen und chromsauren Salzen behandelt. Im mikroskopischen Bilde bestand der Niederschlag aus Körnchen verbunden durch Fäden und die Grösse der Körnchen war verschieden, je nachdem z. B. eine 3 % oder 10 % Peptonlösung verwendet wurde. Besonders prägnant waren Körnchen und Fäden bei der Fällung durch die Altmann'sche Flüssigkeit ausgebildet. Gestützt auf diese Ergebnisse, meint Fischer (4), könnten die Granula noch eine andere Deutung zulassen, als Altmann (1) sie giebt.

Die Befunde Fischer's (4) kann ich nur bestätigen. Ich habe dieselben Untersuchungen wiederholt und noch Sublimat und 10 % Salpetersäure als Fällungsmittel hinzugenommen. Salpetersäure bewirkt in Hühnereiweiss einen grobkörnigen Niederschlag, während Sublimat in dieser Lösung feinere Gerinnsel, unregelmässige Körnung verbunden durch Ausläufer verursacht. Aus 10 % Peptonlösung fällt durch Sublimat ein sehr grober, unregelmässiger Niederschlag aus, bei 2 % Peptonlösung können dagegen in den Gerinnungsbildern sehr deutlich feine Körnchen verbunden durch Fäden unterschieden werden. Aus diesen Untersuchungen lernte ich verstehen, wie leicht wir bei unseren Fixationsmitteln in Bezug auf Strukturverhältnisse falschen Schlüssen ausgesetzt sind. So muss ich gegen die Altmann'schen Granula, wie sie sich mir bei der Niere gezeigt haben, nur mein Bedenken aussprechen.

Aber nicht nur die Struktur der Zelle ist bei der Fixation den Gefahren von Kunstprodukten ausgesetzt, sondern auch der Zellleib und die ganze Form der Zelle. Gerade diese Fehlerquellen können bei der Entscheidung über sekretorische Veränderungen an den Epithelien viele Irrthümer herbeiführen. In der That kann ich die abweichenden Ansichten von Omer van der Stricht (42), Nicolas (32) und Disse (3) gegenüber meinen Ergebnissen nur diesem Umstande zuschreiben.

Kommt die Fixationsflüssigkeit mit dem Gewebssaft der Zelle in Berührung, so entstehen in Folge der verschiedenen endosmotischen Spannung Strömungen. Es treten eiweisshaltige Tropfen aus den Zellen in die Lichtung der Kanälchen, wie ich es unter dem Mikroskop verfolgen konnte, als ich zu frischen Gewebs-

schnitten Fixirungsflüssigkeiten hinfliessen liess. Dabei werden bereits gefällte Eiweissgerinnsel mit in das Lumen gezogen, die Bürstensäume reissen auseinander und lösen sich auf ganzen Strecken ab. Oder die Zelle quillt durch das Fixationsmittel auf. Das kann sie besonders dahin, wo der geringste Widerstand ist, in das Lumen des Kanälchen hinein. Auf diese Weise entstehen Zellkuppen, welche, da der Inhalt auf ein grösseres Volumen gebracht worden ist, heller erscheinen gegenüber dem peripheren Theile der Zelle. In meinen ersten Nierenschnitten sah ich derartige Erscheinungen und war nahe daran, aus solchen mikroskopischen Bildern Thatsachen zu folgern in ähnlicher Weise, wie Omer van der Stricht (42), Nicolas (31, 32), Disse (3) und van Gehuchten (8) ihre Sekretionstheorien abgeleitet haben. Als ich jedoch durch bessere Fixationsmittel und genauer ausgearbeitete Technik allen Anforderungen genügende mikroskopische Nierenschnitte erhielt, musste ich mir sagen, dass meine ersten Nierenpräparate durch Kunstprodukte entstellt waren.

Was ist denn der Maassstab für einen tadellos erhaltenen, normalen Nierenschnitt, um Kunstprodukte von der Hand zu weisen? Nach meinen an gegen 500 Nierenstückchen gewonnenen Erfahrungen muss ich als Erforderniss hinstellen: ein freies Lumen, nicht angefüllt mit Eiweissgerinnseln oder zerstörten Zellen; der Bürstenbesatz immer klar und deutlich vorhanden, nirgends fehlend, zerrissen oder von der Epithelauskleidung abgehoben, und eine Protoplasmastruktur, welche eine gleichmässig vertheilte Gerinnung der Eiweisskörper in der Zelle erkennen lässt, so dass nicht eine Anhäufung derselben an der Peripherie und damit das Auftreten von hellen Zellkuppen oder gar in das Lumen hineinragender Eiweisstropfen bemerkt wird.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend habe ich die Fixationsmittel geprüft und recht viele verwerfen müssen. Eingehend studirte ich die Osmiumsäure in Dampfform, in 1% Lösung und in den verschiedenen Gemischen von Flemming, Altmann, Hermann und Fol, weil diese Flüssigkeiten von den jüngsten Forschern auf diesem Gebiete am meisten benützt worden sind. Ich halte sie alle für die Niere nicht geeignet.

Osmiumsäure in Dampfform dringt nur sehr oberflächlich ein, lässt das Protoplasma im peripheren Theile sich zusammenklumpen, während die innere Zone hell aufquillt. Der Bürsten-

saum wird fast gar nicht erhalten. In gleicher Weise verhält sich die 1 $^0/_0$ Lösung. Die Flemming'sche Flüssigkeit hat mir an der Oberfläche ihrer Einwirkung in sehr vereinzelten Kanälchen befriedigende Resultate geliefert, jedoch waren sie wenig zahlreich im Vergleich zu dem übrigen ganz schlecht erhaltenen Nierenschnitt. Es könnte mir hier der Vorwurf gemacht werden von denjenigen Histologen, welche ausschliesslich mit der Flemming'schen Lösung gearbeitet haben, dass ich sonstige Fehler begangen haben müsse, weil sie doch brauchbare Bilder erhalten haben. Diesem Vorwurf werde ich aber begegnen, wenn ich nachher meine weitere Technik in der Behandlung der fixirten Schnitte angeben werde. Im Gegentheil: ich habe mit jener Lösung dieselben Bilder erhalten wie Nicolas, Disse und Andere, und doch musste ich mir sagen, hier im Nierengewebe hat die Flemming'sche Flüssigkeit Kunstprodukte geschaffen. Es ist schon oft bemerkt worden, dass diese Flüssigkeit ein vortreffliches Fixationsmittel für die Kerngebilde ist, dagegen ein wenig gutes für das Protoplasma. Diese Beobachtung muss ich durchaus bestätigen.

Die durch die Flüssigkeit in den Nierenzellen (Tubuli contorti) hervorgebrachten Kunstprodukte sind folgende:

Das Aussehen der Zellen ist ein sehr unregelmässiges; manche sind dunkel gekörnt, das Protoplasma ist in ihnen stark geronnen. Daneben finden sich ganz helle Zellen, deren Grenzen noch wahrzunehmen sind, in denen man aber vergeblich nach einer Protoplasmastruktur sucht. In einigen Kanälchen ist ein Lumen überhaupt nicht zu sehen. An seiner Stelle findet sich fixirtes Protoplasma, welches im peripheren Theile dafür fehlt, so dass diese Zone der inneren gegenüber hell erscheint. In noch anderen Kanälchen ragen grössere oder kleinere „Eiweisstropfen" aus den Zellen in das Lumen und berühren sich gegenseitig mit ihren oberflächlich geronnenen Eiweissmembranen. Auf Durchschnitten erblickt man dann in der Lichtung des Kanälchens ein gröberes oder feineres Netzwerk. Einen Bürstenbesatz, welchen ich beständig an den Rindenkanälchen gefunden habe, zeigen diese Nierenschnitte selten unverletzt, meistens auseinander gerissen, abgehoben, oder er ist gar nicht erhalten. Diese Beschreibungen stimmen ganz überein mit den Zeichnungen, welche Disse (3) in seiner Arbeit in den Figuren 7, 5, 9 giebt.

An Froschnieren waren die Ergebnisse mit der Flemming'schen Flüssigkeit etwas besser als an Säugethiernieren, wie ja überhaupt diese sich schwerer fixiren lassen wie jene. Mag also unzweifelhaft die Flemming'sche Flüssigkeit für manche Gewebe und namentlich für Kernstrukturen ganz Hervorragendes leisten, für die Niere kann sie nicht den Anspruch eines guten Fixationsmittels machen. In gleicher Weise sind die Gemische von Fol und Hermann ungeeignet. Von Osmiumsäurepräparaten hat mir die Altmann'sche Flüssigkeit noch die besten Ergebnisse geliefert. Ich habe manche schöne Schnitte bei Froschnieren erzielt, doch sie sind in Folge der Granulabildungen nicht einwandsfrei.

Von Chrompräparaten prüfte ich Müller'sche Flüssigkeit, 5 % chromsaures Ammoniak, 1 % Chromsäure, Chromameisensäure (Rabl), Chromessigsäure (Flemming) und Platinchlorid-Chromsäure (Merkel). Die Resultate waren bei allen diesen Lösungen wenig befriedigend. Sie haben das Gemeinsame, dass sie die Nierenepithelien schrumpfen lassen. Oefters versuchte ich 5 % chromsaures Ammoniak und Müller'sche Flüssigkeit, weil sie früher sehr viel zum Fixiren der Niere angewendet worden sind. Die Eiweisskörper der Zelle fällen sie in grober Form und bringen so ganz willkürliche Gerinnungsbilder hervor, wie ich bei der Histologie der gewundenen Kanälchen noch erwähnen werde. Die Epithelien lösen sich sehr oft von der Membrana propria ab. Bürstenbesätze werden gar nicht erhalten und dem ist wohl der Umstand zuzuschreiben, dass sie erst entdeckt wurden, als man die chromsauren Salze verliess und Sublimat zum Fixiren verwendete.

Die Chromsäure hat mir gute Dienste in der Perinyi'schen Flüssigkeit geleistet. Wenn ich auch noch bessere Fixationsmittel als diese aufzuweisen hatte, so kann ich sie für die Niere doch nicht empfehlen. Die Stückchen müssen aber ziemlich klein genommen werden, da in tieferen Schichten die Güte zu wünschen übrig lässt. Die Chromsäure lässt sich in der Perinyi'schen Flüssigkeit auch durch Pikrinsäure ersetzen.

Als Fixationsmittel für das Nierengewebe sind Pikrin-Schwefelsäure (Kleinberg), Silbernitrat, Formalin und Aceton ganz zu verwerfen.

Sublimat-Kochsalzlösung (Heidenhain), das allgemein

beste Fixirungsmittel bietet für Säugethiernieren nichts besonders Gutes. Ich habe dieselbe auch heiss angewendet, nur vereinzelte Stellen im mikroskopischen Bilde sind brauchbar. Vielfach treten starke Schrumpfungen ein, so dass einzelne Zellen und der Bürstenbesatz auseinanderreissen, oder es heben sich auch die Epithelien von der Membrana propria ab. Ganz brauchbar ist die Sublimatfixation bei Nieren von Kaltblütern. Die Schrumpfung wird etwas vermieden durch Sublimat-Essigsäure, aber auch sie genügt nicht allen Ansprüchen. Ein Gemisch von Sublimat-Kochsalzlösung und gesättigter Pikrinsäure zu gleichen Theilen giebt schon bessere Resultate. Besonders erhält dieses Mittel die Protoplasmastruktur sehr schön. Von Quecksilberpräparaten habe ich noch mehrere geprüft aber, ohne Erfolg.

Pikrin-Salpetersäure (Mayer) hat sich für Froschnieren brauchbar gezeigt, wenigstens für die Epithelformen; Kernstrukturen werden dagegen schlecht. Mit Vortheil verwandte ich ferner 10 % Salpetersäure. Protoplasmastruktur, Zellform und Bürstenbesatz werden recht gut erhalten, nur ist auch hier der Uebelstand, dass die Salpetersäure ungünstig auf die Kerne einwirkt. Diese schlechte Eigenschaft wird wesentlich gemildert, wenn man die Salpetersäure mit Alkohol kombinirt. Rothstein (37) berichtet davon recht gute Erfolge, erklärt aber nicht die Zusammensetzung. Ich habe in verschiedenen Prozentgehalten diese beiden Agentien kombinirt. Gleich gut ist die Zusammensetzung von 10 ccm conc. Salpetersäure mit 90 ccm 90 % oder absoluten Alkohols.

Allein für sich ist der absolute Alkohol zum Fixiren von Nieren in Folge starker Schrumpfungen nicht zu gebrauchen. Vermieden habe ich diese Schrumpfungen, indem ich zu 80 ccm abs. Alkohols 20 ccm Essigsäure hinzufügte. Am besten aber von allen Fixationsmitteln hat sich mir die Zusammenstellung nach van Gehuchten bewährt: Alkohol abs. 60, Chloroform 30, Eisessig 10. Mit dieser Flüssigkeit, verbunden mit sorgfältiger Weiterbehandlung habe ich tadellose Bilder erhalten. Nächst ihr kann ich am meisten Salpetersäure-Alkohol und Perinyi'sche Flüssigkeit für die Niere empfehlen.

Ausser einem guten Fixationsmittel kommt es noch auf eine sehr sorgsame weitere Behandlung der Nierenstückchen an, sonst ist die Möglichkeit, dass noch nachträglich Kunstprodukte ent-

stehen, nicht ausgeschlossen. Hat man Flüssigkeiten benützt, welche in fliessendem Wasser ausgewaschen werden müssen, so ist es sehr zu empfehlen, mit der Entwässerung durch Alkohol allmählich vorzugehen. Ich habe in der Regel mit 30 % Alkohol angefangen. Bei sehr rascher Wasserentziehung durch abs. Alkohol können in einem recht gut fixirten Präparate noch nachträglich beträchtliche Schrumpfungen und damit Zellzerstörungen eintreten. Aus Alkohol-Chloroform-Eisessig habe ich nach 3—5-stündiger Einwirkung ohne Schaden die Stückchen direkt in abs. Alkohol übertragen. Zur Verdrängung des Alkohols beim Uebergange zum Paraffin habe ich Xylol, Bergamottöl und Chloroform geprüft, wesentliche Vortheile hat mir keines gegenüber den anderen gezeigt. Das Haupterforderniss ist auch hier, jeden schroffen Uebergang zu vermeiden. Aus dem abs. Alkohol bringe ich die Stückchen in 2 Theile Alkohol zu 1 Theil Xylol, nach mehreren Stunden in 1 Theil Alkohol zu 2 Theilen Xylol, alsdann in reines Xylol und gleichzeitig in den Wärmeschrank von 37°. Sind die Stückchen vollkommen aufgehellt, werden sie in demselben Ofen in Xylol, das mit Paraffin gesättigt ist, übertragen. Nach ungefähr 6 Stunden kommen sie in einem zweiten Wärmeschrank von 42° in reines Paraffin vom Schmelzpunkt 40. Nach weiteren 5 Stunden bringe ich die Gläschen mit den Nierenstückchen in einen dritten Wärmeschrank von 58°. Haben sie hier die Temperatur des Ofens erreicht, so kommen die Stückchen schliesslich in Paraffin vom Schmelzpunkt 56 und nach weiteren 2 Stunden werden sie in Papierkästchen eingebettet.

Auf diese Weise erhielt ich Nierenschnitte, welche allen Anforderungen genügen konnten, wenn sie noch geeignet gefärbt waren. Beim histologischen Studium der Niere ist auf eine gute Färbung sehr grosses Gewicht zu legen. Als ich beim Beginn meiner Arbeit in der mikroskopischen Technik noch nicht so bewandert war, habe ich z. B. den Bürstenbesatz vielfach übersehen, weil er durch die gewöhnlichen Färbemittel nicht deutlich hervortrat. Durch Versuchen habe ich dann gerade für die Bürstenhärchen einen ganz spezifischen Farbstoff gefunden im Rubin S. Die aufgeklebten Schnitte werden für 1—2 Stunden in 1,5 % Eisenalaunlösung gebeizt, in Wasser abgespült und in 0,5 % Hämatoxylinlösung gebracht, welcher ich auf 100 ccm ungefähr 5 ccm einer 1 % Lösung von Kaliumhypermanganat hin-

zufüge. Nach 3 Stunden (die Schnitte können auch länger verweilen), werden sie in Leitungswasser abgespült und in der Eisenalaunlösung entfärbt. Es ist gut, diese zweite Lösung zu verdünnen, da die Entfärbung sonst zu schnell vor sich geht; denn nur so weit entfärbe ich, dass die Protoplasmastruktur noch einen schönen bläulichen Ton behält. Die Bürstenbesätze werden dabei ganz hell. Der Zusatz von hypermang. Kali giebt den Kernstrukturen ein tiefes Schwarz und die Körnchen im Protoplasma nehmen einen schönen, blauen Ton an. Nach dem Abspülen in destillirtem Wasser werden die Schnitte entwässert. Beim 90% Alkohol angelangt gebe ich auf 15 ccm des Alkohols 2—3 Tropfen einer gesättigten Rubinlösung. Ihre Einwirkung darf nur einige wenige Minuten dauern, da das Rubin sehr intensiv färbt. Durch diese Doppelfärbung erhalten die Schnitte eine sehr prägnante Differenzirung: Membrana propria und Bürstenbesätze werden intensiv roth gefärbt, das Protoplasma erhält je nach der längeren Einwirkung eine Mischfarbe von Blau und Roth und die Kernstrukturen erscheinen tief schwarz.

Neuere Anschauungen über die Histologie der gewundenen Kanälchen.

An Präparaten, welche in der beschriebenen Weise behandelt und gefärbt worden sind, bin ich zu einer Auffassung der Histologie der gewundenen Kanälchen gelangt, wie sie zuerst Rothstein (37) ausspricht. Bestärkt werde ich in meiner Anschauung noch dadurch, dass ich unabhängig von Rothstein zu derselben gekommen bin, indem ich von seiner Arbeit erst Kenntniss erhielt, als ich mir bereits meine Meinung gebildet hatte. Für die Richtigkeit einer Sache ist es immerhin von Werth, wenn von mehreren ohne gegenseitige Kenntnissnahme dasselbe gefunden wird. Da aber Herr Geheimrath Heidenhain nicht völlig mit meiner Ansicht übereinstimmt, muss ich hier genauer auf die bisherige Histologie der gewundenen Kanälchen eingehen.

Kölliker (16), Leydig (24), Henle (13), Ludwig und Zawarykin (27) und Schweigger-Seydel (39) erklären sich übereinstimmend dahin, dass das Epithel der gewundenen Kanälchen trüb und körnig sei, auch grössere oder kleinere Fetttröpfchen enthalte. Zellgrenzen wurden ausser von Kölli-

ker (16) nicht wahrgenommen. Eingehend beschäftigte sich Heidenhain (10, 11) mit der Protoplasmastruktur der gewundenen Kanälchen. Er kam seiner Zeit zu Ergebnissen, die von allen damaligen Ansichten abweichen. „Nach meinen Wahrnehmungen“, sagt er, „sind die Epithelien der Tubuli contorti nicht einfache Zellen, sondern sehr komplizirt organisirte Bildungen. Ein beträchtlicher Theil des Zellprotoplasmas hat wesentliche Umwandlungen erlitten: er ist in eine grosse Zahl sehr feiner cylindrischer Gebilde zerfallen, welche ich als Stäbchen bezeichnen will. Der Tunica propria mit äusseren Enden aufsitzend, durchziehen sie die Epithelschicht in radiärer Richtung, eingebettet in eine sehr geringe Menge formloser Grundsubstanz. Die Stäbchen hüllen die in bestimmten Abständen liegenden von mehr oder weniger ansehnlichen Resten nicht differenzirten Protoplasmas umgebenen Kerne mantelartig ein. Was man früher als feine Körnchen in der Grundsubstanz der Zelle beschrieb, ist der Hauptsache nach nichts als die Summe der optischen Querschnitte der Stäbchen.“ Nach seinen Forschungen haben ferner die Stäbchen nicht die gleiche Länge, indem sie nach der Mitte der Zelle kleiner werden. Die äussersten längsten greifen mit den freien Enden der Stäbchen einer Nachbarzelle in einander. Von der Fläche gesehen zeigt das um den Kern sich befindende, nicht differenzirte Protoplasma abgerissene, verästelte Fortsätze. Diese Anschauungen gewann Heidenhain hauptsächlich an Isolationspräparaten mit 5 % chromsauren oder molybdänsauren Ammoniak. Nach Heidenhain hat Aehnliches Schachowa (38) gesehen und Krause (19) berichtet auch von einer helleren centralen Zone, in welcher der Kern sich befindet und einer basalen dunkleren, welche in Stäbchen zerfallen ist. Seitdem werden allgemein diese histologischen Befunde anerkannt, und in den gebräuchlichsten histologischen und physiologischen Lehrbüchern sieht man noch heut die Bilder, wie sie Heidenhain in seiner Arbeit unter Figur 7 und 8 zeichnete. Zwar wurden von einigen Forschern die Stäbchenbildungen vielfach gar nicht mehr wahrgenommen, weil die Osmiumsäuregemische oder andere für die Niere ungeeignete Flüssigkeiten sie nicht fixirt hatten, W. Kruse (20) beobachtete dagegen dieselben von der Membrana propria bis zu dem Grenzkontour, auf welchem die Bürstenhärchen aufsitzen. In jüngster Zeit aber, wo wir weit bessere

technische Hülfsmittel erlangt und die Objekte mit stärkeren Vergrösserungen ansehen, kann es uns nicht Wunder nehmen, wenn die von Heidenhain (10, 11, 12) erzielten Resultate durch neuere Befunde erweitert und modifizirt werden. Thor Rothstein (37) erklärt die Heidenhain'schen Stäbchen nur für scheinbare Stäbchen. Sie bestehen vielmehr aus Reihen von Körnchen, welche durch Protoplasmafäden untereinander verbunden sind, weshalb Rothstein (37) die Bezeichnung Kugelfäden wählt. Haben die Körnchen eine mehr längliche Form, deren Spitzen sich fast berühren, und ziehen zudem zwei Protoplasmafäden mit alternirenden Körnchen sehr nahe aneinanderhin, so kann bei schwächerer Vergrösserung sehr leicht eine Stäbchenbildung mit rauhen Begrenzungslinien vorgetäuscht werden.

Die Auffassung Rothstein's (37) kann ich nach meinen Nierenbefunden nur bestätigen. Recht augenscheinlich finde ich die Anordnung der Körnchen und Fäden bei Nieren von Hunden, welche durch Alkohol-Chloroform-Eisessig fixirt worden sind. Auch Perinyi'sche Flüssigkeit und Salpetersäure-Alkohol lassen dieselben Erscheinungen erkennen und besonders deutlich Sublimat-Pikrinsäure. Wie bereits erwähnt kommt es bei dieser Flüssigkeit vor, dass in Folge von Schrumpfungen bisweilen die Epithelien von der Membrana propria sich ablösen, aber nicht in ihrem ganzen Umfange, sondern einige Protoplasmafäden mit ihren Körnchen bleiben noch im Zusammenhang mit der Tunica propria, so dass man an solchen Stellen recht überzeugend die erwähnte Anordnung beobachten kann. Allerdings ist es erforderlich, recht dünne Schnitte zu erzielen. Ueber 3 μ dürfen sie keinesfalls betragen, wünschenswerth ist es, sie noch feiner zu erhalten. Mitunter ist es mir gelungen, auf 10 μ 6 Schnitte zu bekommen.

Mein Augenmerk war aber auch darauf gerichtet, an frischen Gewebsschnitten die Richtigkeit der neueren Beobachtung bestätigt zu finden. Doch die Durchsichtigkeit lässt hier viel zu wünschen übrig. Einzelne blasse Körnchen fallen leicht ins Auge und färben sich gut durch Methylviolett oder Dahlia, die zarten Protoplasmafäden kann man aber, da sie von Gewebssaft umgeben sind, kaum unterscheiden. Isolationspräparate geben dagegen denselben Aufschluss wie gut fixirte Nierenschnitte. Zum

Maceriren benutzte ich am meisten das unschädliche Jodserum. Die Stückchen lassen sich aus dieser Flüssigkeit sehr schön mit Dahlia färben. Durch Zerzupfen so gefärbter Partikelchen in Glycerin habe ich dieselben Isolationsbilder erhalten, wie sie Rothstein (37) abbildet. Die Körnchen werden durch Dahlia intensiv blau gefärbt, während die Protoplasmafäden ziemlich hell bleiben. Gleiche Resultate liefert auch der Drittelalkohol.

Anders stellen sich die Verhältnisse, wenn man Nierengewebe in 5 % chroms. Ammoniak zerzupft. Man isolirt alsdann vielfach helle, cylindrische Gebilde, von zwei dunklen Seitenkontouren eingefasst, welche bei sehr starker Vergrösserung oft Rauhigkeiten zeigen. Heidenhain hat dieselben bei schwächerer Vergrösserung (Hartn. Obj. VII, Zeichenprisma, Vergr. 440) im Archiv für mikroskopische Anatomie Band X, Tafel I, Figur 5 und 7 abgebildet. Er hält diese stäbchenartigen Gebilde auch heute noch für die in der Zelle präformirten Bildungen, hat aber nichts dagegen, dass ich meine abweichende Auffassung mittheile, nach welcher dieselben aus zwei parallelen mit Körnchen besetzten Protoplasmafäden bestehen, die durch einen Eiweissniederschlag mit einander verklebt sind.

Meine Auffassung von den Heidenhain'schen Stäbchen finde ich dadurch gestützt, dass an den Ausführungsgängen der Speicheldrüsen, wo bisher auch Stäbchenbildungen wahrgenommen wurden, nach neueren Untersuchungen von R. Krause (18) die Stäbchen aus Reihen von Körnchen bestehen, welche durch Protoplasmafäden untereinander verbunden sind.

Zur vollständigen Histologie der gewundenen Kanälchen gehört noch der Bürstenbesatz. Ihn will ich aber erst besprechen, wenn ich in folgendem über sekretorische Veränderungen an diesen Kanälchen berichtet habe, da er von Disse und den meisten bisherigen Forschern mit der Sekretion in Beziehung gebracht worden ist.

Sekretorische Ergebnisse an Thierversuchen.

Alle bisherigen Beobachter haben, wenn sie sich über sekretorische Verschiedenheiten an den Nierenepithelien äusserten, dieselben nur aus dem verschiedenen Aussehen der mikroskopischen Schnitte, die von beliebigen Thieren hergenommen wurden, abgeleitet. Diesbezügliche systematische Thierversuche scheint keiner

von ihnen zu Hülfe genommen zu haben, da solcher nirgends Erwähnung gethan wird. Sie sind aber meines Erachtens für die Beurtheilung von sekretorischen Veränderungen unbedingt nothwendig. Erst wenn in die Ureteren des Thieres Kanülen eingelegt und längere Zeit beobachtet worden sind, ob Harn reichlich heraustropft oder nicht, wenn man also den ganzen Sekretionszustand des ganzen Organes kennt, kann man Veränderungen im mikroskopischen Bilde beurtheilen, welche durch bestimmte Eingriffe, z. B. durch Einführung harntreibender Mittel in das Blut, herbeigeführt werden. Denn einem weiten oder engen Lumen kann ich nicht ohne weiteres eine Phase der Sekretion zudiktiren und nach dem Maassstabe sekretorischer Veränderungen bei anderen Drüsen, solche an den Nierenepithelien zu erklären, ist ganz verfehlt, da ja die Niere nicht Sekretionsstoffe in sich ausarbeitet. Auf diesen Punkt ist ganz besonderes Gewicht zu legen. Alle Drüsen, an denen bisher mit Sicherheit sekretorische Veränderungen beobachtet sind, häufen während der Sekretionspausen in ihren Zellen Sekretionsmaterialien an, welche aus dem Zellprotoplasma durch chemischen Umsatz entstanden sind. Diese „Sekretionsdrüsen" im engeren Sinne sind wohl zu unterscheiden von den „Exkretionsdrüsen", welche im Blute vorgebildete Bestandtheile ausscheiden, ohne dass vorher eine Anhäufung derselben in den Drüsenzellen stattfindet. Noch Niemand hat in der Säugethierniere eine Anhäufung von Harnstoff etc. während der Sekretionspausen nachweisen können.

A. Veränderungen der Nierenepithelien während der Sekretion bei Amphibien.

Im Anfange meiner Versuche benutzte ich ausschliesslich den Frosch als Versuchsobjekt. Durch 10 % Salpetersäure, Alcohol-Salpetersäure und Perinyi'sche Flüssigkeit erhielt ich gute mikroskopische Schnitte, sodass ich eventuelle Verschiedenheiten während der Sekretion bemerken musste. Die Versuche zielten zuerst daraufhin, die Wassersekretion d. h. die Absonderung von Seiten der Glomeruli oder, wie ich ihn kurz bezeichnen will, den Glomerulusstrom auf ein Minimum zu beschränken, ohne dabei die Nieren selbst zu schädigen; zu diesem Zweck verwahrte ich Frösche in trockenen Gefässen und überzeugte mich durch Katheterisiren, ob sie Harn secernirten. In den Behältnissen wurden

sie ein bis sechs Tage gelassen. Es ist vortheilhaft, sie in kühle Temperatur zu bringen, da sie sonst schon nach dem zweiten Tage im Trockenen sterben. Von diesen Trockenfröschen untersuchte ich die Nieren in verschiedenen Zeiten von ein bis sechs Tagen. Bei wiederholten Versuchen bekam ich immer dieselben Bilder.

Mikroskopischer Befund. Die zweite Abtheilung von den vier verschiedenen Harnkanälchen des Frosches, die wohl den gewundenen Kanälchen bei Säugethieren in der physiologischen Funktion, nicht aber in ihrem histologischen Bau entspricht, zeigt fast durchgängig ein enges Lumen (Fig. 1), mitunter nur eine schmale Spalte. Die einzelnen Zellen sind nach dem Lumen zu gut abgegrenzt, nach der Tunica propria hin verschwinden allmählich die Grenzen. Ihre Gestalt ist meist cylindrisch oder kegelförmig, die Protoplasmastruktur zeigt regelmässige Körnung. Nach dem Lumen zu tragen die Zellen einen regelmässigen, ununterbrochenen Bürstenbesatz. Bei guter Fixation und richtiger Färbung kann man immer die einzelnen Härchen unterscheiden. Färbt man zu stark mit Rubin, so kann der Bürstenbesatz wohl mehr einem homogenen Saume gleichen. Vom Zellkörper werden sie durch eine zarte aber scharfe Linie getrennt. Ob dieselbe aus einzelnen Körnchen wie bei Säugethieren besteht, habe ich nicht entscheiden können. Unter diesem zarten Kontour befindet sich noch mehrfach ein schmaler gestrichelter, etwas dunkler gefärbter Saum. Sein Erscheinen möchte ich mir nicht damit erklären, dass die Bürstenhärchen sich ein wenig in das Protoplasma der Zelle erstrecken, sondern es sind vielleicht die unteren Enden von Bürstenhärchen, welche sich auf Abhängen von Zellkuppen befinden, da doch selten ein Schnitt gerade durch die Höhen der Kuppen gehen wird. Die Zellkerne weisen in ihrer Struktur nichts Besonderes auf. Sie liegen regelmässig nahe der Tunica propria.

Die Kanälchen der vierten Abtheilung haben Stäbchenepithel. In gut fixirten Schnitten kann ich auch hier Körnchen und Fäden unterscheiden, und zwar sind die Körnchen beim Frosch verhältnissmässig klein und an Zahl gering, die Fäden stark, sodass bei schwächerer Vergrösserung nur diese in die Augen fallen. Zellgrenzen sind an diesen Epithelien nicht wahrzunehmen, auch entbehren sie eines Bürstenbesatzes. Das Lumen ist infolge des

gegenseitigen Druckes der Kanälchen nicht immer gleichweit oder rund, im Durchschnitt aber gleich der Höhe der Zellbekleidung.

Im Gegensatz zu dieser Versuchsreihe, wo die Wassersekretion auf ein geringstes Maass herabgesetzt wurde, suchte ich in einer zweiten Versuchsreihe an Fröschen die Harnsekretion beträchtlich zu steigern. Hierzu bediente ich mich verschiedener Mittel. Einige Frösche setzte ich längere Zeit ein bis drei Tage ins Trockene; alsdann wurden sie wieder in Wasser gebracht. Bei anderen injizirte ich in den dorsalen Lymphsack Harnstoff- oder Kochsalzlösungen. Um in möglichst kurzer Zeit Polyurie hervorzubringen, liess ich direkt in die Vena centralis Lösungen von Harnstoff, Kochsalz, Zucker und Ferrocyankalium einfliessen. In die Kloake wurde jedesmal eine Kanüle eingelegt, um das Eintreten und die Grösse der Harnsekretion zu beobachten.

Mikroskopischer Befund. Die Präparate zeigen einen auffallenden Unterschied, das Lumen der Kanälchen der zweiten Abtheilung ist weit. Die Epithelzellen sind vielfach nicht mehr gleichmässig hoch, sondern zeigen ein wellenförmiges Niveau. Oft ragen einzelne Zellen noch etwas weiter in die Lichtung vor, andere sind dagegen niedrig. Die Protoplasmastruktur zeigt keine Unterschiede im Vergleich mit den Befunden der ersten Versuchsreihe. Die Bürstenbesätze sind überall vorhanden und bereits bei schwächerer Vergrösserung (Apoch. 4 mm) deren einzelne Härchen zu unterscheiden, besonders an solchen Zellen, welche kuppen- oder kegelförmig in das Lumen hineinragen, da dann auf der Wölbung der Zelle die Härchen nicht mehr alle parallel ziehen, sondern etwas divergiren. Die einzelnen Zellgrenzen sind im centralen Theile wohl noch deutlich ausgeprägt, verschwinden aber sehr schnell im peripheren. Die Zellkerne unterscheiden sich im Aussehen und in der Lage durch Nichts von denen der zuerst beschriebenen Versuchsreihe. An einzelnen Schnitten von stark serernirenden Nieren habe ich beobachtet, dass die Epithelien sich dunkler färben. Den Unterschied erkläre ich mir aber dadurch, dass die gleichen Massentheilchen bei den sezernirenden Drüsen auf ein kleineres Volumen beschränkt und so die einzelnen Protoplasmaelemente der Zelle einander näher gerückt sind.

Die Kanälchen der vierten Abtheilung gleichen vollkommen denen aus der ersten Versuchsreihe. Allgemein möchte ich noch

hinzufügen, dass die Nieren im Zustande der Anurie sich besser fixiren lassen, als Nieren im Zustande der Polyurie. Hatte ich ein Uebermaass von harntreibenden Substanzen welches den normalen Gehalt des Blutes weit überstieg, den Versuchsthieren einverleibt, so waren die mikroskopischen Präparate nicht zu gebrauchen (Fig. 11), da massenhaft Veränderungen der Nierenzellen eingetreten waren, wie sie bei abnorm hoher Koncentration des Blutes durch krystalloïde Substanzen an den Zellen vieler Gewebe des Organismus sich einfinden. Solche Veränderungen sind also für die Nierenzellen nicht charakteristisch und haben mit ihrer besonderen Function Nichts zu thun. Der Bürstensaum zeigte sich vielfach auseinandergerissen, und an diesen Stellen buchteten sich Eiweisstropfen in das Lumen vor. In anderen Kanälchen hatten diese ihren Zusammenhang mit der Zelle bereits verloren, sie lagen massenhaft in der Lichtung. Das Innere der Tropfen enthielt noch ein sehr zartes Fadennetz, Zellbestandtheile, welche beim Hervorquellen der Eiweisstropfen aus der Zelle mitgerissen worden sind. Es waren dieselben mikroskopischen Bilder, wie sie Omer van der Stricht (42) an Säugethiernieren, Nicolas (31, 32) für die Nieren von Embryonen und van Gehuchten (7, 8) für die Zellen des Mitteldarms, der Larve von Ptychoptera contaminata beschrieben haben. Sie erblicken in diesen histologischen Verschiedenheiten einzelne Phasen der Sekretion und leiten daraus eine Sekretionstheorie ab, wonach die Absonderung auf Kosten der Zelle vor sich gehe. Ich kann mich durch derartige Bilder (Fig. 11) nicht bestimmen lassen, ihre Sekretionstheorie anzunehmen oder bestätigt zu finden. An meinen Präparaten betrachte ich die erwähnten Erscheinungen als Kunstprodukte. Eine Sekretion in Tropfen, welche von einer Hülle umschlossen und noch Protoplasmabestandtheile einschliessen, ist physiologisch für die Niere unmöglich; denn dann müsste die Summe dieser Zellreste im Harn angetroffen werden. Der normale Harn ist aber frei von jeglichen Zellelementen.

Ferner erhielt ich auch solche Bilder nicht mehr, wenn die Sekretion nicht derartig durch harntreibende Substanzen gesteigert wurde, dass das damit überladene Blut direkt schädigend auf die Niere wirkte, und aufs peinlichste die technische Behandlung der Schnitte beobachtet wurde. Ob die sekretorischen Veränderungen, welche im wesentlichen nur in einer verschiedenen Weite

der Lichtungen der Kanälchen bestehen, rein mechanisch zu erklären sind, oder andere Gründe haben können, will ich später bei den sekretorischen Veränderungen an Säugethiernieren im Zusammenhange besprechen.

B. Veränderungen der Nierenepithelien während der Sekretion bei Säugethieren.

Von einer verschiedenen Höhe der Zellen in den gewundenen Kanälchen bei Säugethieren und der damit bedingten Form des Lumens wird zwar von vielen Forschern berichtet, wodurch diese Erscheinungen aber hervorgerufen werden, ob verschiedene Phasen der Sekretion die Ursache bilden, darüber sprechen sich die meisten Untersucher nicht aus. Eine relative Dicke der Epithelien aus den gewundenen Kanälchen im Gegensatz zu anderen Kanalabschnitten heben Ludwig und Zawarykin (27) hervor. Schweigger-Seidel (39) lässt die Weite des Lumens eine schwankende sein, W. Krause (19) beschreibt die Lichtungen der Kanälchen als sternförmig. Ausführlicher berichtet W. Kruse (20): „War eine kontinuirliche Zelllage vorhanden, so war die Dicke der Protoplasmaschicht entweder überall auf dem Durchmesser konstant, oder dieselbe zeigte auf dem Durchmesser bald leichte, wellige Erhebungen, die in der Gegend der Kerne sassen ... Es macht dann den Eindruck, als ob die kuppenförmige Verdickung der Zellsubstanz schliesslich soweit führt, dass die Thäler sich zu vollkommenen Spalten zwischen den Zellen vertiefen“. Hervorwölbungen der Zellen und Buchten zwischen ihnen erwähnt auch Lorenz (26).

Der erste, welcher Formenverschiedenheiten der Epithelien in den gewundenen Kanälchen auf die Sekretion zurückführt, ist Rothstein (37). Er beschreibt in seiner vorläufigen Mittheilung nur die ruhende Zelle und erklärt, der nicht secernirende Theil des Tubulus contortus zeige als Lichtung einen schmalen Spalt. Genauere Angaben über das sekretorische Verhalten der Epithelien erhalten wir bald darauf von Omer van der Stricht (42): Les produits de la sécrétion rénale s'accumulent à l'interieur des cellules épithéliales sous forme d'amas liquides présentant l'aspect des stries, des boules ou des vésicules de volume très variable, d'une apparence homogène hyaline analogue au contenu des canalicules contournés. Ils sont déversés à l'interieur de ces

derniers par des interstices plus ou moins larges du plateau. Des amas liquides volumineux font souvent irruption à travers la cuticule de revêtement à l'intérieur des canalicules. Ils la soulèvent et l'entraînent quelquefois à leur chute". Omer van der Stricht (42) hat mit Hermann'scher Flüssigkeit fixirt, einem Mittel, welches sich mir für das Nierengewebe als ganz unzureichend erwiesen hat, da bei seiner Einwirkung zu leicht Kunstprodukte entstehen. Das Auftreten von Vakuolen, ohne dass dieselben an frischem Gewebe vorhanden sind, ist eine häufige Eigenschaft der Osmiumsäuregemische. Das Hervortreten von Tropfen durch den zerrissenen Bürstenbesatz oder dieser theilweise von der Zelle abgehoben, alle diese Erscheinungen sprechen für einen schlechten Erhaltungszustand der mikroskopischen Schnitte. Hierdurch hat sich der Untersucher zweifellos verleiten lassen, den oben beschriebenen Sekretionsvorgang als thatsächlich bestehend anzunehmen, der nach meinen Erfahrungen keinen Anspruch auf Uebereinstimmung mit dem natürlichen Verhalten machen kann.

Die letzte und bisher ausführlichste Arbeit über sekretorische Veränderungen an den Nierenepithelien von Menschen und Säugethieren hat Disse (3) uns überliefert. Thierversuche giebt er nicht an, so dass er wohl nur aus der Verschiedenheit der mikroskopischen Bilder derselben Niere seine Auffassung vom sekretorischen Verhalten der Epithelien gewonnen hat. Auf seine Ergebnisse will ich am genauesten eingehen, da sie ja die Veranlassung zu meinen Versuchen wurden.

Disse (3) unterscheidet an den gewundenen Kanälchen vier Formen:

1) „Kanäle mit weitem, cylindrischem Lumen und niedrigem, einen Bürstensaum tragendem Epithel, dessen einzelne Zellen sich nicht gegen einander abgrenzen.

2) Kanäle mit engerem, aber noch annähernd cylindrischem Lumen und kegelförmigem Epithel, die Zellen desselben zeigen Andeutungen von Grenzen, besitzen keinen Bürstensaum mehr und lassen hellere Parthien, oft helle Höfe um die Kerne erkennen. Der Zellleib erscheint körnig, das basale Ende weist keine Stäbchenstruktur auf.

3) Die Kanäle haben ein enges, unregelmässiges Lumen und Epithel aus hohen prismatischen oder kegelförmigen gut ab-

gegrenzten Zellen, die keinen Bürstensaum tragen und einen dunklen basalen, einen hellen ventralen Abschnitt aufweisen.

4) Die Kanäle haben kein Lumen und werden vom Epithel ganz ausgefüllt; die einzelnen Epithelzellen sind hoch, kegelförmig, gut abgegrenzt und zeigen den hellen centralen, wie den dunkeln basalen Abschnitt scharf gesondert. Im centralen Abschnitt liegt der Kern. Das Protoplasma des basalen ist in Stäbchen zerfallen".

Auf Grund dieser mikroskopischen Befunde kommt Disse zu der Schlussfolgerung, dass die Verschiedenheiten in den Epithelien der gewundenen Kanälchen nicht auf verschiedenen Zellformen beruhen, sondern dass sie nur der Ausdruck für ihre Thätigkeit sind, hervorgerufen durch einzelne Phasen der Sekretion. Indem er hierfür die Ergebnisse Nussbaum's (34) an den Vornieren von lebenden Tritonen und die Beobachtungen von Kühne und Lea für das Pankreas im Auge hat, erklärt er, die Zellen in den Kanälchen unter Nr. 1 seien sekretleer, diejenigen unter Nr. 2 und 3 in Füllung mit Sekret begriffen und die unter Nr. 4 beschriebenen Epithelzellen befänden sich im Zustande praller Anfüllung mit Sekret. Den Bürstenbesatz findet Disse nur an den leeren Zellen entwickelt. Sobald mit der Anfüllung des Sekretes das Volumen der Zelle zunimmt, verschwindet wieder der Bürstenbesatz.

Dies sind in kurzer Zusammenfassung die wesentlichen Punkte der Untersuchung von Disse (3). Um eine richtige Kritik für seine Auffassung zu finden, werde ich erst meine Ergebnisse, welche ich an Thierversuchen gewonnen habe, gegenüberstellen.

Erste Versuchsreihe.

Wie bei meinen Versuchen am Frosch war auch bei den folgenden an Säugethieren der leitende Gedanke, Nieren im Zustande der Anurie und Polyurie zur mikroskopischen Betrachtung zu bringen. Als Versuchsthiere benutzte ich Hund, Kaninchen, Igel, Ratte, Maus und Meerschweinchen. Um schonender vorzugehen, wurde den Thieren zuerst nur Trockenfutter verabreicht. Kaninchen und weisse Mäuse liess ich auch hungern und dürsten, wobei diese Thiere sich recht ruhig verhielten. Bei Hunden und Kaninchen wurden noch zwei Stunden vor dem Tode Kanülen in die Ureteren eingelegt, um so den Zustand der Anurie sicher beobachten zu können. Nach dem Tode, den ich nicht durch

Chloroform herbeizuführen empfehle, da die Nieren beeinträchtigt werden, wurden sie sofort dem Thiere entnommen, kleine Stückchen in die für geeignet befundenen Fixirungsflüssigkeiten gebracht und entsprechend weiterbehandelt.

Mikroskopischer Befund: Die Lichtungen der gewundenen Kanälchen sind zum überaus grössten Theil eng, seltener trifft man eine lange Spalte (Fig. 3), meistens ist das Lumen sternförmig (Fig. 4), so dass man auf Querschnitten beim Hunde drei oder vier Hervorbuchtungen und eben so viele Einsenkungen, bei anderen Thieren deren noch mehrere erblickt. Die Lichtungen sind vielfach so eng, dass die gegenüberliegenden Bürstenhärchen sich mit ihren freien Enden berühren. Der Bürstenbesatz bekleidet die Epithelien in allen gewundenen Kanälchen ohne jegliche Unterbrechung, sowohl auf den Hervorwölbungen als in den Einsenkungen. Die einzelnen Härchen sind bei richtiger Nüancirung der Färberei immer deutlich zu erkennen. Bisweilen zeigten sie mir nicht die gleiche Länge, sondern erschienen in den Buchten der Zellauskleidung niedriger. Es kann jedoch auch eine Täuschung sein, weil die Härchen an solchen Stellen dicht aneinander gedrängt sich gegenseitig berühren. Der Bürstenbesatz erhebt sich auf einer dunkel gefärbten Linie, welche bei stärkerer Vergrösserung (Hom. Im. 0,2 mm und Oc. 6 oder 8) sich in einzelnen Körnchen auflöst, deren Anordnung noch derartig ist, dass sie auf einer Wölbung der Zellauskleidung etwas weiter von einander entfernt, in den Einsenkungen dichter aneinander gereiht sind, so dass hier der Grenzkontour zwischen Härchen und dem übrigen Zellleibe besonders dunkel gefärbt hervortritt. Die Protoplasmastruktur zeigt ein gleichmässiges Aussehen von Reihen und Körnchen verbunden durch Fäden. Nicht immer ziehen die Heidenhain'schen Stäbchen genau parallal von der Tunica propria bis zu der dunklen Grenzlinie, sondern öfters liegen einzelne Fäden mit ihren Körnchen im peripheren Theile durcheinander. Die Kerne liegen sehr nahe der Tunica propria. Bemerkenswerthes habe ich an ihnen nicht zu erwähnen.

An den wenigen Stellen im mikroskopischen Schnitt, wo die Lichtungen der Kanälchen nicht zu einem Spalte verengt sind, kann man sie immerhin relativ eng bezeichnen, wenn sie auch durch kleine Abflachungen der Zellkuppen etwas erweitert sind

(Fig. 5). Zellgrenzen habe ich beim Hunde niemals wahrgenommen. Zu bemerken, wenn auch nicht immer vollkommen ausgeprägt, sind sie beim Kaninchen, Katze, Igel, Ratte, Maus und Maulwurf.

Zweite Versuchsreihe.

Hatte ich in den soeben beschriebenen Bildern gewundene Kanälchen von Nieren vor mir, welche sich im Zustande der Anurie befanden, so war es meine weitere Aufgabe, Nieren zu starker Sekretion zu veranlassen und sie in dieser Phase für die mikroskopische Betrachtung zu fixiren. Grössere Thiere, Hund und Kaninchen bieten hierfür keine Schwierigkeiten. Um bei ihnen starke Sekretion hervorzurufen, wurden in die Vena jugularis Lösungen von Harnstoff, Zucker und Kochsalz injicirt. Am wirksamsten hat sich nach Limbeck (25) eine 5 $^0/_0$ Kochsalzlösung ergeben. Man kann von ihr ohne jegliche Gefahr für das Thier 5 ccm und noch mehr auf einmal in die Vene einfliessen lassen. Es vergeht kaum eine Minute, so tropft der Harn aus den in die Ureteren eingelegten Kanülen sehr reichlich ab. Um aber die Nieren nicht allzusehr zu überlasten — denn in diesem Falle fixiren sich die Kanälchen schlecht — liess ich zuerst alle 5 Minuten 2 ccm der Kochsalzlösung aus der Bürette in die Vene einfliessen. Nachdem in dieser Weise 20 ccm injicirt waren, liess ich 5 ccm auf einmal einströmen und bei der nächsten gleich grossen Injektion wurde das Thier im Augenblick des reichlichsten Abtropfens des Harns getödtet. Herr Geheimrath Heidenhain hatte die Güte, mir an zwei Kaninchen Polyurie durch den Cl. Bernard'schen Zuckerstich zu bewirken. Bei jedem Versuche wurde der Urin auf Eiweiss untersucht, damit pathologische Verhältnisse ausgeschlossen wurden. Die Reaktion des rasch sezernirten Harns war immer alkalisch. Als makroskopischen Befund habe ich von den Nieren dieser Versuchsreihe noch zu berichten, dass die Rindenschicht ein blass gelblich braunes Aussehen darbot, im Gegensatz zu denen der ersten Versuchsreihe, wo die Rindenschicht sich dunkelroth gegen die weisse Markschicht abhob.

Mikroskopischer Befund. Die weitaus grösste Zahl der gewundenen Kanälchen zeigt ein weites Lumen, nicht gerade immer rund oder oval, sondern meistens ist noch die eine oder andere Stelle der Epithelauskleidung etwas vorgewölbt (Fig. 6 und 7). Daneben kommen noch vereinzelt einige Kanälchen

mit weniger weitem (Fig. 5) und engem Lumen vor (Fig. 4), ein Beweis, dass nicht alle gewundenen Kanälchen gleichmässig sezerniren. Der Bürstenbesatz ist immer vorhanden und in tadellos erhaltenen Schnitten nie zerrissen oder abgehoben durch hervorquellende Eiweisstropfen.

An den Bürstenbesätzen sind die einzelnen Härchen gut gesondert zu unterscheiden. Die dunkle Grenzlinie, auf welcher die Härchen aufsitzen, besteht aus einer Reihe von Körnchen. Die Protoplasmastruktur zeigt die Heidenhain'schen Stäbchen als Reihen von Körnchen, verbunden durch Fäden von der Tunica propria bis zum Bürstenbesatz ziehend, und zwar ist hier die Anordnung der Fäden ausschliesslich eine parallele (Fig. 7). Die Zellkerne liegen nahe der Membrana propria, sekretorische Veränderungen habe ich an ihnen nicht wahrzunehmen vermocht.

Nieren im Zustande der Anurie und Polyurie habe ich auch an ein und demselben Thiere hintereinander gewonnen. Ein Hund oder Kaninchen bekam zwei Tage lang nur Trockenfutter. Im ersten Theile der Operation wurde ihnen alsdann eine Niere herausgenommen. Sehr zu empfehlen ist dabei, die Kapsel von der Niere zu lösen und hierauf den Stiel abzubinden. Auf diese Weise vermeidet man, da ja auch aus der Kapsel Gefässe eintreten, eine allzugrosse Anstauung von Blut in der zu entfernenden Niere, eine Fürsorge, welche im Interesse der zarten histologischen Verhältnisse und der leichten Beeinträchtigung des sehr empfindlichen Nierengewebes geboten ist. Von der herausgenommenen Niere wurden alsbald Stückchen fixirt. In den Ureter der noch bleibenden Niere wurde eine Kanüle eingelegt und in die grosse Halsvene in der beschriebenen Weise 5 % Kochsalzlösung injicirt. Nach reichlichem Abtropfen des Harns aus der Kanüle fixirte ich auch die zweite Niere. Die mikroskopischen Befunde entsprechen vollkommen denen der ersten und zweiten Versuchsreihe. Der Vergleich war nur insofern interessanter, als von demselben Thiere zwei verschiedene Phasen der Sekretion beobachtet werden konnten.

Einen Befund an einem Sammelrohr, wie ihn Fig. 10 zeigt, möchte ich nicht unerwähnt lassen. Nur zweimal fand ich bei Hunden diese dunkler gefärbten, etwas gekörnt erscheinenden Einlagerungen (*e*) in der Grösse eines Zellkernes. Sie waren fast in jeder Zelle der Sammelrohre anzutreffen, mitunter auch zu

zweien. Ihre Bedeutung ist mir nicht klar geworden. Jedenfalls sind es aber keine Kunstprodukte, da diese Einlagerungen bei zehn verschiedenen Fixationsmitteln, welche ich an dieser Niere prüfte, sichtbar waren. Vielleicht werden sie von späteren Untersuchern noch genauer beobachtet und erkannt.

Wenn ich zum Schlusse meiner zahlreichen Thierversuche die Ergebnisse zusammenfasse, so habe ich übereinstimmend von den Nieren des Frosches und von Säugethieren folgende Resultate zu berichten.

I. Die Sekretion hat keinen Einfluss auf die Protoplasmastruktur der gewundenen Rindenkanälchen; Heidenhain'sche Stäbchen und Bürstenbesätze zeigen in allen Phasen der Sekretion das gleiche Aussehen. Die Zellkerne ändern niemals ihre Lage.

II. Sekretorische Veränderungen sind nur an den Lichtungen der gewundenen Kanälchen zu bemerken:

a) Ist die Harnabsonderung auf ein Minimum herabgesetzt, so zeigen sie an Längs- und Querschnitten als Lumen eine enge Spalte, die einzelnen Zellen sind hervorgewölbt und hoch.

b) Ist die Harnabsonderung maximal gesteigert, so ist das Lumen weit, die einzelnen Zellen sind abgeflacht und niedrig.

c) Nieren, welche zu beliebigen Zeiten ohne Berücksichtigung der Sekretion Thieren entnommen worden sind, zeigen ausser diesen beiden extremen Erscheinungen noch viele Zwischenstufen, indem die Lichtungen durch Hervorwölbungen und Abflachungen einzelner Zellen mehr oder weniger verengt oder erweitert werden.

Wie stellen sich meine Untersuchungen zu den Befunden von Disse?

Nach der Form des Lumens würden seine Kanälchen mit weitem Lumen mit meinen aus der zweiten Versuchsreihe und die mit engem Lumen mit denen der ersten Versuchsreihe übereinstimmen, in dem histologischen Bau und in der Auffassung der Sekretionsphasen der Zellen gehen aber unsere Ansichten vollkommen auseinander. Der Grund hierfür liegt erstens in einem schlechten Erhaltungszustand, welchen Disse zweiffellos in seinen mikroskopischen Präparaten gehabt und zweitens in einer nicht richtigen Deutung histologischer Verschiedenheiten.

Disse (3) betrachtet die Epithelien unter Nr. 1 als sekret-

leer. Beginnt die Harnabsonderung, so füllen sich die Zellen von der Peripherie aus mit Sekret. Es sammle sich besonders um den Kern an, so dass dieser von einem hellen Hofe umgeben erscheint. Mit der Zunahme der Anfüllung rücke der Kern immer inmitten der Sekretansammlung nach dem Lumen hin. Dadurch entstehe eine dunkle periphere Protoplasmazone, während der centrale helle Theil zu einer Sekretblase anschwelle. Hat die intracellulare Spannung eine bestimmte Höhe erreicht, so erfolge die Entleerung des Sekretes durch Filtration. Der centrale Zellabschnitt kollabire und hiermit trete der Kern wieder in den basalen Theil zurück. In dieser Weise lässt Disse die Sekretion vor sich gehen. Einen positiven Beweis für die Richtigkeit seiner Auffassung bringt er uns nicht bei. Ein solcher kann nur geliefert werden durch Vergleich der Nieren solcher Thiere, deren Harnabsonderung unterdrückt oder auf ein Minimum herabgesetzt ist, mit den Nieren von lebhaft Harn bildenden Thieren. Diese Zustände sind nur experimentell herzustellen und derartige Versuche hat Disse (3) nicht gemacht. Seine Theorie gründet sich nur auf Verschiedenheiten der Harnkanälchen derselben Niere. Diese Verschiedenheit der Bilder hat aber die Einwirkung der Flemming'schen Flüssigkeit hervorgerufen, welche Disse (3) für das beste Fixationsmittel für Nierengewebe hält. Bei meinen Versuchen erhielt ich durch die Flemming'sche Flüssigkeit dieselben mikroskopischen Nierenschnitte, wie sie jener Forscher beschreibt, jedoch an der Hand besserer Fixationsmittel lernte ich einsehen, wie viele Kunstprodukte in ihnen entstanden waren. Die helle centrale Zone, welche Disse (3) als Sekretblasen auffasst (Fig. 9 seiner Arbeit) und das Netzwerk blasser Fäden, welches infolgedessen auf Querschnitten sichtbar wird und das Lumen auszufüllen scheint, entsprechen nicht dem natürlichen Verhalten. In dem Augenblick, wo die Fixationsflüssipkeit mit den Epithelien und deren Gewebssaft in Berührung kommt, treten vielmehr aus den Zellen Eiweisstropfen aus, ein Vorgang, den man direkt unter dem Mikroskop beobachten kann. Die Tropfen legen sich mit ihren Wandschichten aneinander und nehmen das ganze Lumen ein. Auf einem Querschnitt wird man alsdann ein Netzwerk feiner Fäden bekommen. Sie sind ein Kunstprodukt und haben mit der Histologie der Zelle gar nichts zu schaffen. Den sichersten Beweis, dass Disse (3) in seinen Präparaten einen

schlechten Erhaltungszustand gehabt hat, liefert für mich der Umstand, dass er an solchen Kanälchen keine Bürstenbesätze beobachten konnte, die doch nach Lorenz (26) und meinen Untersuchungen immer vorhanden sind.

Hatte sich Disse durch Kunstprodukte für eine falsche Auffassung bestimmen lassen, so war er wenigstens in seinem Urtheil vorsichtiger als Omer van der Stricht (42) und Nicolas (31, 32). Sie lassen das Sekret in den Zellen in Form von geschlossenen Bläschen sich ansammeln, von der Tunica propria nach dem Lumen hin vorrücken, dabei sich durch Vereinigung mehrerer Bläschen vergrössern, schliesslich den Bürstensaum durchbrechen, und indem sie noch feine Protoplasmareste in sich einschliessen, in das Lumen fallen. Man muss aber doch fragen, wo denn die Wandschichten der Bläschen und die mitgerissenen Protoplasmareste bleiben. Man müsste sie zunächst in den Henle'schen Schleifen und den Sammelröhren antreffen und schliesslich im Harn wiederfinden. Der normale Harn ist aber frei von geformten Elementen und von Eiweiss, mithin kann er nicht in Tropfenform, welche von einer Hülle eingeschlossen sind, sezernirt werden. Eine gleiche Sekretionstheorie wie jene hat auch van Gehuchten (7, 8) für die Zellen des Mitteldarmes der Larve von Ptychoptera contaminata beschrieben. Wenn ich von meinen Nierenpräparaten aus schliessen darf, was allerdings nicht unbedingt sicher ist, würde ich bei der Betrachtung seiner Bilder an die Möglichkeit von Kunstprodukten denken.

Ein nicht geeigneter Erhaltungszustand, den Disse (3) in seinen Präparaten zweifellos gehabt hat, begründet aber nicht allein die Verschiedenheit seiner Anschauungen und meiner Ergebnisse. Wenn er erklärt, die niedrigen Zellen in den Kanälchen mit weitem Lumen seien sekretleer, die hohen Zellen in denen mit engem Lumen in praller Füllung mit Sekret begriffen, und wenn er zwischen diesen beiden extremen Erscheinungen noch Zwischenstufen in der Sekretfüllung unterschieden hat, so ist Disse (3) nur durch Kombinationen der Verschiedenheiten im Aussehen der einzelnen Kanälchen dahin geführt worden, sich sein Urtheil zu bilden. Er hielt die niedrigen Zellen für sekretleer, weil er als Analoga die sekretorischen Befunde an Speicheldrüsen und Pankreas hereinzog. Damit giebt uns aber Disse keinen positiven Beweis für die Richtigkeit seiner Eintheilung

in sekretleere und sekretvolle Zellen. Sich auf die Befunde an Speicheldrüsen und Pankreas zu stützen, muss ich für nicht statthaft erklären, da jene Drüsen Sekretionsmaterial aus sich heraus arbeiten, die Nieren dagegen Stoffe, die fast alle im Blute schon vorgebildet sind, nur in konzentrirterer Form ausscheidet, wobei höchstens einfache Synthesen, wie die der Hippursäure, zu Stande kommen. Eines aber scheint Disse und ebenso die anderen Forscher, welche über diesen Gegenstand gearbeitet haben, ganz zu übersehen. Sie sprechen alle von einer Sekretansammlung sogar in Tropfen und Blasen. Da hätten sie doch nachsehen sollen, wie das Sekret in ihnen beschaffen ist. Denn wir müssen in den Nieren zwei Sekretionsströmungen gesondert auseinander halten, die der harnfähigen Substanzen aus den Kapillaren durch die gewundenen Kanälchen und die Wassersekretion, bewirkt durch die Thätigkeit der Glomerulusepithelien. Die Wassersekretion kann aufhören, wieder beginnen und je nach verschiedenen Einflüssen besonders gesteigert werden. Diese Vorgänge kann man an Kanülen, welche in die Ureteren eingelegt werden, genau verfolgen. Die Wassersekretion wird daher bei einer Beurtheilung über sekretorische Veränderungen besonders beobachtet werden müssen und deswegen sind Thierversuche unerlässlich. Auf diese Weise gewann ich meine Ergebnisse über sekretorische Veränderungen an Nierenepithelien, und es ist wohl dann nicht zu verwundern, wenn meine Resultate von den bisherigen Arbeiten, welche über diese Frage veröffentlicht worden sind, abweichen. Wenn ich einen beliebigen Nierenschnitt unter dem Mikroskop betrachte, so kann ich ihm nicht so ohne weiteres ansehen, in welcher Phase der Sekretion die einzelnen Kanälchen sich befunden haben. Indem ich erst an die Betrachtung der mikroskopischen Bilder kam, nachdem ich durch die in die Ureteren eingelegten Kanülen die Gewissheit hatte, die eine Niere hat stark sezernirt, bei einer anderen war von einer Absonderung kaum etwas zu bemerken, nachdem ich also den jeweiligen Sekretionszustand der ganzen Drüsen kannte, ist es mir möglich gewesen, über sekretorische Veränderungen der Epithelien ein Urtheil abzugeben.

Noch eine Abweichung, welche gleichmässig von Disse (3), van Gehuchten (8) und Nicolas (32) vertreten wird, möchte ich hier mit ein paar Worten berühren, nämlich der

Gebrauch der Bezeichnungen ruhende und thätige Zelle. Disse (3) erklärt in seiner Arbeit: „Ruhende Zellen sind frei von Sekret, thätige mehr oder weniger angefüllt. Den Abschluss der Thätigkeit bildet die Ausstossung des Sekretes“. Nach dem Sprachgebrauch der Physiologie nennt man eine Drüsenzelle thätig, wenn sie äussere Arbeit leistet, wie auch ein Muskel thätig ist, wenn er äussere Arbeit leistet, d. h. Gewichte hebt, oder nach aussen Spannungen entwickelt. Ist der thätige Muskel durch Verbrauch seines Arbeitsmateriales erschlafft, so tritt in ihm neue Ansammlung von Arbeitsstoffen ein, d. h. er leistet innere Arbeit. Den Muskel in letzterem Zustande wird Niemand „thätig“ nennen. Ebenso wenig darf die Drüsenzelle, welche Sekretionsmaterial in sich anhäuft, als thätig bezeichnet werden; denn es handelt sich hier um innere chemische Leistung, nicht um eine äussere Arbeit, wie sie bei eintretendem Sekretionsstrom sich kund giebt.

Von weiteren sekretorischen Veränderungen, welche Disse (3) an den Nierenepithelien ausser der Formenverschiedenheit der Lichtungen beobachtet hat, habe ich bereits eine Lageveränderung des Zellkernes erwähnt. Sie ist auf den ungeeigneten Erhaltungszustand seiner Präparate zurückzuführen. Ich habe nie bemerken können, dass der Kern in einzelnen Sekretionsphasen seine Lage ändere. Er befand sich immer nahe der Membrana propria. Der Einwirkung der Flemming'schen Flüssigkeit ist es auch zuzuschreiben, dass Disse eine Stäbchenstruktur nur vorübergehend an seinen ganz mit Sekret gefüllten Zellen gesehen hat. In diesen Fällen stimmt er inbetreff der Heidenhain'schen Stäbchen der Auffassung Rothstein's (37) bei. Als direkte Kunstprodukte muss ich ferner die von Disse erwähnten Halbmonde (Fig. 5 s. Arb.) bezeichnen. Er erklärt sie nach der Ansicht Stöhr's (41) damit, dass entleerte Zellen inmitten gefüllter sich befinden. Ich habe zweimal derartige Gebilde beobachtet an Nieren, welche durch abs. Alcohol recht schlecht fixirt waren und kaum noch ein normales Aussehen darboten. Der sicherste Beweis, dass die Nierenschnitte Disse's an guter Erhaltung zu wünschen übrig lassen, ist der, dass er die Bürstenbesätze nur an sekretleeren Zellen vorfindet, an allen anderen aber nicht. An dem unversehrten Vorhandensein dieses zarten Gebildes kann man die Güte der Präparate bemessen.

Der Bürstenbesatz an den Epithelien der normalen Nieren.

Ueber sein normales Vorkommen an den Epithelzellen der gewundenen Kanälchen ist bereits viel geschrieben und gestritten worden. Die besten und genauesten Angaben verdanken wir bisher der umfangreichen Arbeit von Lorenz (26). Trotzdem hat sich eine einheitliche, allgemein anerkannte Ansicht noch nicht geltend gemacht. Und doch wäre dies sehr wünschenswerth; denn der Bürstenbesatz ist ein allezeit vorhandener, histologischer Bestandtheil der Zelle. Daher möchte ich es nicht versäumen, ihn eingehender abzuhandeln. Ich war in der glücklichen Lage, ihn genauer studiren zu können, indem ich gute Fixationsmittel zur Verfügung hatte und vor allen Dingen im Rubin S. eine Farbe gefunden habe, welche spezifisch die Bürstenhärchen deutlich hervortreten lässt. Sie liefert bedeutend prägnantere Bilder als die von Lorenz (26) benutzte Färbung mit Lithioncarmin und Indulin.

Die Entdeckung des Bürstensaumes duch Nussbaum (33) und die kürzeren, vorübergehenden Beobachtungen und Bemerkungen über denselben von Cornil (2), Klein (15), Solger (40), Renson (36), Lebedeff (23), Henerage Gibbes (9), Janósik (14), Langhans (22) und Marchand (28) will ich hier nicht zur Betrachtung heranziehen. Sie sind in früheren Arbeiten besonders von Lorenz (26) genauer besprochen worden. Die ersten eingehenderen Untersuchungen über dieses Gebilde berichtet uns Tornier (43). Er fand Bürstenbesätze als einen normalen Bestandtheil in den Nieren von Amphibien und Säugethieren. Die einzelnen Härchen beobachtete er nicht immer gleich lang, auch nicht vollkommen parallel nebeneinander, mitunter vermochte er nur einen homogenen Saum zu erkennen, oder zuweilen auch diesen nicht. Infolge seines verschiedenen Verhaltens brachte er ihn in Beziehung zur Sekretion. Dass Tornier (43) solche Verschiedenheiten in seinen Präparaten beobachtet hat, führe ich auf seine nicht besonders geeignete Fixation und Färbung zurück. Das Sublimat macht für das Nierengewebe zu starke Schrumpfungen, die Färbung mit Hämatoxylin und Kali bichromicum ist viel zu diffus. Gerade auf

die Färberei der Nierenschnitte kommt es sehr an. Bei zu schwacher Färbung kann der Bürstenbesatz übersehen werden, bei allzu starker bekommt er das Aussehen eines homogenen Bandes, die einzelnen Härchen sind nicht mehr zu unterscheiden. Immerhin waren die Ergebnisse Tornier's (43) schon ein grosser Fortschritt. Einzelne Härchen berichtet W. Kruse (20) gesehen zu haben, aber sie waren nur an einzelnen Stellen vorhanden. Lorenz (26) ist der erste, welcher den Bürstenbesatz als einen beständigen Befund der normalen sekretorischen Zelle erklärt. Selbst im embryonalen Zustand hat er ihn schon ausgebildet gefunden. Ueber das regelmässige Bestehen des Bürstenbesatzes berichtet noch Nicolas (32): „Dans la portion des canalicules Wolffiens que l'on regarde comme portion sécrétante c'est à dire dans celle qui fait suite directement à la capsule glomérulaire, chaqua cellule présente sur sa surface une rangée des bâtonnets cylindriques, bien distincts les uns des autres et régulièrement alignés". Verschiedenheiten in der Struktur des Bürstenbesatzes will dagegen Omer van der Stricht (42) gesehen haben; an der ruhenden Zelle sei er homogen, an der thätigen gestrichelt. Disse (3) hat ihn überhaupt nur an der ruhenden, sekretleeren Zelle beobachtet. Seine Befunde wie die Omer van der Stricht's (42) werden aber durch den ungeeigneten Erhaltungszustand ihrer Präparate bedingt. Ganz vereinzelt steht die Ansicht Rothstein's (37) da, dass die Härchen aus einzelnen Körnchen bestehen. Ich habe niemals auch nur die leiseste Andeutung davon bemerkt.

Nach meinen Untersuchungen ist der Bürstenbesatz normaler Weise immer an den Epithelien der gewundenen Kanälchen vorhanden. Hund, Kaninchen, Igel, Maulwurf, Ratte, Maus, Meerschweinchen, Taube, Ringelnatter, Schildkröte, Frosch und Triton, alle diese Thiere zeigten mir an ihren Nieren im mikroskopischen Bilde einen regelmässigen Bürstenbesatz, an dem die einzelnen Härchen bei richtiger Färbung stets gesondert zu unterscheiden sind. Die Länge der Härchen ist bei den einzelnen Thieren nicht gleich. Beim Kaninchen erschienen sie mir etwas kürzer als beim Hund und länger wiederum bei Ratte und Maus. Sehr niedrig im Vergleich zu den hohen Epithelzellen sind die Härchen bei der Ringelnatter und der Schildkröte, bei welchen Thieren ich übrigens keine Stäbchenkanäle entdecken konnte.

Von dem Zellkörper ist der Bürstenbesatz durch eine dunkle zarte Linie geschieden, welche bei Säugethiernieren mit Hülfe stärkerer Vergrösserungen (Homog. Im. 0,2 mm und Ocul. 6 oder 8) sich in einzelne Körnchen auflöst. Dieselben haben nicht immer eine gleiche Entfernung von einander. Ist das Lumen eng und sternförmig, so sind die Körnchen auf den Hervorwölbungen etwas weiter von einander entfernt, in den Einbuchtungen dagegen dichter aneinandergedrängt. An den Nieren von Reptilien und Amphibien habe ich nur eine zarte aber bestimmte Grenzlinie wahrgenommen, keine Auflösung in Körnchen. Die Sichtbarkeit dieser dunklen Kontour ist sehr der Färberei unterworfen. Daraus erkläre ich mir die abweichende Ansicht der meisten Forscher. Tornier (43) und W. Kruse (20) beobachteten eine dunkle Linie. Lorenz (26), der sonst die genauesten Angaben über den Bürstenbesatz macht, hat nichts von dieser Linie bemerkt. Seine Färbung ist nicht ausreichend gewesen. Nicolas (32) beschreibt die Verhältnisse, wie ich sie gefunden habe „une ligne pointillée“, nur hat er sie nicht immer wahrgenommen, was ich mir aus der ungleichmässigen Fixation der Osmiumsäure erklären kann. Auch Disse (3) findet eine Linie „die aus nebeneinanderliegenden, knötchenartigen Verdickungen der einzelnen Härchen gebildet wird“.

Verhältniss des Bürstenbesatzes zu den Heidenhain'schen Stäbchen.

Tornier (26), der zuerst diese Frage aufwarf, konnte keinen Zusammenhang zwischen den Stäbchen und Härchen finden, vermuthete ihn nicht einmal, da bei Amphibiennieren die Bürstenbesätze nicht die Stäbchenkanäle, sondern die der zweiten Abtheilung mit den hohen gekörnten Zellen bekleiden. Desgleichen konnte Lorenz (26) bei seinen Untersuchungen keine Beziehung des Bürstenbesatzes zu den Heidenhain'schen Stäbchen entdecken. Er fand bei seiner Fixation mit konzentrirter Sublimatlösung zwischen den Härchen und den Stäbchen noch einen homogen aussehenden Protoplasmasaum. Eine derartige Erscheinung habe ich an meinen Präparaten nie wahrgenommen. Disse (3) versuchte die Härchen rückwärts in die Zelle hinein zu verfolgen. An den Kanälchen aber unter Nr. 1, an denen allein er einen Bürstenbesatz fand, brachte seine Fixation keine Heidenhain'-

schen Stäbchen zur Wahrnehmung, so dass er auch keinen Zusammenhang der Stäbchen mit den Härchen beobachten konnte.

Für eine wahrscheinliche gegenseitige Beziehung beider Gebilde tritt W. Kruse (20) ein. Wenn er auch nicht bei seinen Untersuchungen bestimmt die Behauptung aussprechen konnte, dass die Heidenhain'schen Stäbchen in die Bürstenhärchen übergehen, so ist er doch entschieden mehr für diese Annahme als dagegen. Auf seiner Seite steht auch Nicolas (32). Er schreibt: „Bien plus il est facile de voir en maints endroits, que la zone protoplasmiques immédiatement sous-jacente à la brosse a pris des caractères assez spéciaux. Elle a une apparence striée résultant de ce qu'elle est traversée par des minces filaments parallèles qui semblent n'être que le prolongement des bâtonnets de la surface et qui s'enfoncent plus ou moins profondément dans l'intérieur du corps cellulaire". Nach meinen Untersuchungen kann ich ein bestimmtes Urtheil nicht fällen. Oefters habe ich an Hundenieren, an den die Heidenhain'schen Stäbchen am deutlichsten ausgeprägt sind resp. ich in Reihen liegende Körnchen verbunden durch Protoplasmafäden am genauesten beobachten konnte, die Protoplasmafäden in die Bürstenhärchen übergehen sehen. Zur allgemeinen Thatsache möchte ich aber die Befunde noch nicht erheben. Bei der Beurtheilung dieser feinsten Gebilde mit sehr starken Vergrösserungen, kann man doch mancher Täuschung anheimfallen. Vielleicht vermögen andere Forscher, wenn sie ihre Aufmerksamkeit auf die neuere Ansicht der Heidenhain'schen Stäbchen lenken, mit zu Hülfenahme noch besserer mikroskopischer Technik einen Zusammenhang der Stäbchen mit den Härchen zu bestätigen. Dass bei Amphibien Stäbchenkanäle ohne Bürstenbesätze und hohe gekörnte Epithelzellen mit diesen Härchen vorkommen, wird kaum den Rückschluss gestatten dürfen, wie es seiner Zeit Tornier (43) that, dass die Heidenhain'schen Stäbchen und die Bürstenbesätze, wo sie an Säugethiernieren zusammen vorkommen, in keiner gegenseitigen Beziehung stehen.

Funktionelle Bedeutung des Bürstenbesatzes.

Von den bisherigen Untersuchern der Nierenepithelien wurde ausser von Lorenz (26) und Nicolas (32) der Bürstenbesatz nicht als ständiger histologischer Bestandtheil der Zellen angetroffen.

Daher kam es, dass fast jeder über die Funktion dieses Gebildes eine abweichende Ansicht ausspricht. Histologen und Physiologen erklärten den Bürstenbesatz als normal und brachten ihn in Beziehung mit der Sekretion. Forscher auf dem Gebiete der pathologischen Anatomie waren allzusehr geneigt, ihn als eine bei Nierenerkrankungen auftretende Erscheinung hinzustellen. So sind Lebedeff (23), Marchand (28), Langhans (22) und Werner (44) sehr im Zweifel, ob der von ihnen nur stellenweise beobachtete, gestrichelte Saum normal oder pathologisch ist. Als direkt krankhaft bezeichnet ihn Oertel (35). Seiner Anschauung wird aber von allen widersprochen. Oertel (35) konnte erst 10 Stunden nach dem Tode die Nieren diphtheritisch Erkrankter untersuchen und hierzu benutzte er noch ein sehr unzureichendes Fixationsmittel, den abs. Alcohol. Es wird so kaum zu verwundern sein, dass seine Nierenschnitte nicht mehr normal aussehen.

Von denjenigen Forschern, welche die Frage nach einer funktionellen Bedeutung des Bürstenbesatzes erwähnen, erklärte Nussbaum (43) die Härchen für vergängliche Gebilde; nur während der Sekretion seien sie vorhanden. Klein (15) und Renson (36) wollen die Härchen in flimmernder Bewegung gesehen haben. Tornier (43) war der Ansicht, dass das verschiedene Verhalten der Besätze auf funktionelle Veränderlichkeit hinweise. Durch Unterdrückung der Harnsekretion wollte er die Bürsten zum Verschwinden bringen, da nach seiner Meinung die Härchen während der Sekretion aus dem Zellleibe vorgestreckt würden. Einige Gifte wie chlorsaures Kali, glaubt Tornier (43), regten die Epithelien besonders an, ihre Bürstenhaare weit vorzustrecken. W. Kruse (20) schreibt der obersten Schicht der Epithelien die Fähigkeit zu, sich physiologischer Weise in Härchen umzubilden. Lorenz (26), dem das Verdienst gehört, als erster den Bürstenbesatz als ständigen Befund der normalen Zellen beobachtet zu haben, schreibt ihm keine Bedeutung für die Funktion der Zelle zu. Er erklärt ihn vielmehr analog der Frenzel'schen Auffassung (5, 6) als ein Schutzgebilde der Zellauskleidung. Bei seinem Fehlen trete in der weitaus überwiegendsten Anzahl der Fälle Eiweiss im Harn auf. Dieser Ansicht von Lorenz (26) stimmen Omer van der Stricht (42) und Nicolas (32) bei. In dieser Auffassung ist aber sicherlich

Nicolas zu weit gegangen, wenn er bei seinen Untersuchungen an embryonalen Nieren, wo ein Bürstenbesatz fehlte, mit den Worten erklärt: „L'embryon des Mammifères se trouve donc par son rein dans les mêmes conditions qu'une adulte atteint de néphrite“, und hierauf den Eiweissgehalt der Amnionflüssigkeit zurückführt. Die neuesten Untersuchungen von Nagel (29, 30) und seine Zusammenstellung der diesbezüglichen Litteratur ergaben keine positiven Beweise, woher der Eiweissgehalt des Fruchtwassers stammt. Das stellenweise Fehlen des Bürstenbesatzes in den Präparaten von Nicolas (32) möchte ich eher einer nicht ausreichenden Fixation zuschreiben. Ein ungenügender Erhaltungszustand in seinen Nierenschnitten hat auch Disse (3) zu einer irrthümlichen Ansicht über den Bürstenbesatz geführt. Weil er ihn nur an den sekretleeren Zellen (Fig. 1 s. Arb.) beobachtet hat, bei der Sekretion aber nicht, so erklärt er sich das Verschwinden desselben auf eine rein mechanische Weise durch die intrazellulare Spannung bei der Anfüllung der Zellen mit Sekret.

Durch meine Thierversuche war ich besonders in der Lage, der funktionellen Bedeutung des Bürstenbesatzes Aufmerksamkeit zu schenken. Meine Beobachtungen gehen dahin, dass er normaler Weise immer vorhanden und den Phasen der Sekretion nicht unterworfen ist. Er ist keine intermittirende Erscheinung, sondern ein histologischer Bestandtheil der Zelle. Aus diesem Grunde kann ich keine andere Vermuthung über ihn aussprechen, als dass er als Theil der Zelle an der Gesammtleistung der Zellen der gewundenen Kanälchen, an der Ausscheidung der harnfähigen Stoffe betheiligt sein wird. Unsere heutige Physik ist leider noch zu weit entfernt, für diese zarten Schöpfungen der Natur die erwünschte Aufklärung zu ertheilen. Den Bürstenbesatz als besonderes Schutzgebilde aufzufassen ist vor der Hand nicht nothwendig, denn wenn bei seinem Fehlen im Harn Eiweiss auftritt, so liegt eben der Grund darin, dass die normale Zelle eines ihrer Theile beraubt ist, und bei Nierenerkrankungen wird eine Schädigung der Epithelien an denjenigen Stellen am ehesten eintreten, wo der Widerstand am geringsten ist d. h. wo die Zellen mit ihren äussersten Gliedern, den Bürstenbesätzen frei in das Lumen ragen.

Schluss.

Durch meine Versuche ist die Thatsache festgestellt worden, dass Veränderungen an den Epithelien der gewundenen Kanälchen während der Harnabsonderung nur an dem Lumen derselben beobachtet worden sind. Ob aber diese Veränderungen rein mechanisch zu erklären sind, oder durch eine eigene Thätigkeit der Epithelzellen bedingt werden, darüber kann ich mit Sicherheit kein Urtheil abgeben. Eine diesbezügliche Erklärung würde sich nur in Hypothesen bewegen. Hoffentlich gelingt es bei erneuten Untersuchungen, die sekretorischen Verschiedenheiten der Nierenepithelien klar zu begründen. Meine Aufgabe war es zunächst, die Untersuchungen von Disse an Thierversuchen zu prüfen und daraufhin richtig zu stellen.

Beim Schlusse meiner Arbeit empfinde ich die angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Heidenhain meinen ergebensten Dank für die Anregung zur Arbeit und für gütige Ueberlassung des Materiales auszusprechen, ebenso bin ich Herrn Dr. Krause für bereitwilligste Unterstützung bei den Thierversuchen zu grossem Danke verpflichtet.

Literatur-Verzeichniss.

1. Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen. Leipzig 1890.
2. Cornil, Nouvelles observations histologiques sur l'état des cellules du rein. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie par Robin et Pouchet. Tome XV. 1879. p. 402.
3. Disse, Ueber die Veränderungen der Nierenepithelien bei der Sekretion. Anatomische Hefte. 1. Abtheilung, Heft V.
4. Fischer, A., Zur Kritik der Fixirungsmethoden und der Granula. Anatomischer Anzeiger 1894, Bd. IX. Nr. 22. p. 678.
5. Frenzel, J., Ueber die Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXV. 1885 p. 48.
6. Frenzel, J., Zum feineren Bau des Wimperapparates. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXVIII. 1886 p. 53.
7. van Gehuchten, Recherches histologiques de la Ptychoptera contaminata. La Cellule T. VI. 1890.
8. Derselbe, Le mécanisme de la sécrétion. Anatomischer Anzeiger 1891. Bd. VI. p. 12.

9. Gibbes, Heneragé, Ciliated Epithelium in the Kidney. Quaterly Journal of mikroskopical Science, 1884 p. 191.
10 Heidenhain, Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. X. 1874. p. 1.
11. Heidenhain, Versuch über den Vorgang der Harnabsonderung. Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie Bd. IX. 1874. p. 1.
12. Derselbe, Physiologie der Absonderungen. Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. V. Theil 1. p. 14 und p. 279.
13. Henle, Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen 1886. p. 306.
14. Janósik, Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsbericht der Kaiserl. Akademie der Wissenschaft zu Wien 1885. Bd. 91.
15. Klein, Histological notes. Quaterly Journal of mikroskopical Science 1881. p. 231.
16. Kölliker, Gewebelehre. I. Aufl. 1852 p. 475.
17. Kühne und Lea, Verhandlungen des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins zu Heidelberg.
18. Krause, R., Zur Histologie der Speicheldrüsen: die Speicheldrüsen des Igels. Archiv für Physiologie und Anatomie. Bd. XLV. 1895.
19. Krause, W., Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 1. 1876.
20. Kruse, W., Ein Beitrag zur Histologie der gewundenen Harnkanälchen. Virchow's Archiv Bd. 109. 1887. p. 193.
21. Derselbe, Ueber Stäbchensäume an Epithelzellen. Inaugural-Dissertation. Berlin 1888.
22. Langhans, Ueber die entzündlichen Veränderungen der Glomeruli und die acute Nephritis. Virchow's Archiv. Bd. 99. 1885. p. 227.
23. Lebedeff, Zur Kenntniss der feineren Veränderungen der Niere bei der Hämoglobinausscheidung. Virchow's Archiv Bd. 91. 1883. p. 267.
24. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857. p. 452.
25. Limbeck, Zur Lehre von der Wirkung der Salze. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie. Bd. 25. 1889. p. 69.
26. Lorenz, Untersuchungen über den Bürstenbesatz und dessen Bedeutung an normalen und pathologischen Nieren. Zeitschrift für klinische Medicin 1889. Bd. XV.
27. Ludwig und Zawarykin, Zur Anatomie der Niere. Wiener Sitzungsberichte Bd. 48. Abt. 2.
28. Marchand, Tageblatt der Versammlung der Naturforscher in Strassburg 1885. p. 422.
29. Nagel, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystem des Menschen. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXXIV. 1889. p. 269.

30. Nagel, Beiträge zur Lehre von der Herkunft des Fruchtwassers. Archiv für Gynäkologie 1889. Bd. 35. p. 131.
31. Nicolas, Sur quelques détails relatifs à la Morphologie des éléments épithéliaux des canalicules du corps de Wolff. Comptes rendus hebdomaires des Séances et Mémoires de la Société de Biologie. T. V. Ser. VIII. Paris 1888.
32. Nicolas, Contribution à l'étude des cellules glandulaires: I. Les éléments des canalicules du rein primitif chez les Mammifères. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie Bd. 8. 1891. p. 279.
33. Nussbaum, Fortgesetzte Untersuchungen über die Sekretion der Nieren. Pflüger's Archiv Bd. XVI. 1878. p. 139.
34. Derselbe, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Archiv für mikroskopische Anatomie 1886. Bd. XXVII. p. 442.
35. Oertel, Ueber die Bildung von Bürstenbesätzen an den Epithelien diphtheritisch erkrankter Nieren. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXIX. p. 525.
36. Renson, Contribution à l'embryologie des organes d'excrétion des Oiseaux et des Mammifères. Thèse de Bruxelles 1883.
37. Rothstein, Zur Kenntniss des Nierenepithels. Biologiska Föreningens Förhandlingar. Stockholm 1891. p. 53.
38. Schachowa, Seraphima, Untersuchungen über die Nieren. Dissertation. Bern 1876.
39. Schweigger-Seydel, Die Nieren des Menschen und der Säugethiere in ihrem feineren Bau. Halle 1865.
40. Solger. Beiträge zur Kenntniss der Niere und besonders der Nierenpigmente niederer Wirbelthiere. Abhandlung der naturf. Gesellschaft zu Halle Bd. XV. 1882.
41. Stöhr. Lehrbuch der Histologie. 3. Aufl. 1889.
42. Stricht, Omer van der, Contribution à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire. Comptes rendus 1891. Séance du 27 avril.
43. Tornier, O., Ueber den Bürstenbesatz an Drüsenepithelien. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXVII. 1886. p. 181.
44. Werner, Einwirkung der Galle und gallensaurer Salze auf die Niere. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie Bd. 31. 1887.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV.

Die Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat von Zeiss auf den Arbeitstisch entworfen. Ausgezogener Tubus 160 mm.

Fig. 1. Frosch, Querschnitt eines Kanälchens aus der zweiten Abtheilung. Hohe Zellen, enges Lumen bei einem Minimum von

Sekretion. Fixation: Salpetersäure-Alkohol, Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 4.

Fig. 2. Frosch, Querschnitt eines Kanälchens der zweiten Abtheilung. Abgeflachte Zellen, weites Lumen bei einem Maximum von Sekretion. Fixation: Salpetersäure-Alkohol, Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 4.

Fig. 3. Hund, Querschnitt eines gewundenen Rindenkanälchens. Das Lumen zeigt eine enge Spalte, Zustand der Anurie. Fixation: Alkohol-Chloroform-Eisessig Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 6.

Fig. 4. Hund, Querschnitt eines gewundenen Rindenkanälchens. Lumen sternförmig und eng, Zustand der Anurie. Fixation: Alkohol-Chloroform-Eisessig, Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 6.

Fig. 5. Hund, Querschnitt eines gewundenen Rindenkanälchens. Erweiterung des Lumens und Abflachung der Zellen bei beginnender Sekretion. Fixation: Alkohol-Chloroform-Eisessig, Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 6.

Fig. 6. Hund, Querschnitt eines gewundenen Rindenkanälchens. Starke Sekretion, weites Lumen. Einzelne Zellen der Epithelauskleidung sind noch etwas vorgewölbt. Fixation: Alkohol-Chloroform-Eisessig, Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 6.

Fig. 7. Hund, Querschnitt eines gewundenen Rindenkanälchens. Sekretion maximal gesteigert. Epithelauskleidung niedrig, Lumen sehr weit. Fixation: Alkohol-Chloroform-Eisessig. Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 6.

Fig. 8. Ratte, Querschnitt eines gewundenen Rindenkanälchens. Zellgrenzen vorhanden, Sekretion gering. Fixation: Périnyi'sche Flüssigkeit, Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 6.

Fig. 9. Kaninchen, Querschnitt eines gewundenen Rindenkanälchens, geringe Sekretion. Zellgrenzen wahrnehmbar. Fixation: Alkohol-Chloroform-Eisessig, Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 6.

Fig. 10. Hund, Schnitt durch ein Sammelrohr. Dunkler gefärbte, schwach gekörnte Zelleinlagerungen (*e*). Fixation: Alkohol-Chloroform-Eisessig, Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 4.

Fig. 11. Frosch, Querschnitt eines Kanälchens aus der zweiten Abtheilung. Kunstprodukte: eiweisshaltige Tropfen ragen bei zerrissenem Bürstensaume aus der Epithelauskleidung ins Lumen vor, andere haben bereits den Zusammenhang mit der Zelle verloren und führen Protoplasmareste mit sich. Diese Kunstprodukte waren durch ein Uebermaass von harntreibenden Mitteln entstanden. Fixation: Alkohol-Salpetersäure. Apochromat Zeiss 2 mm und Ocular 4.

Zellenstudien.

Von

Dr. Georg Niessing,
in Heiligenhaus bei Düsseldorf.

Hierzu Tafel V.

I.

Bei meinen Untersuchungen wurde von mir verschiedenes Material verwendet, weil eins allein nicht zu genügen schien, um die hier in Betracht kommenden Verhältnisse aufzuklären. Ich benutzte Leber und Milz vom gefleckten Erdsalamander und menschliche Embryoleber. Zu einem besonderen Studium habe ich auch das rothe Knochenmark vom Kaninchen gemacht um die nöthige Sicherheit in der Färbung mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin zu erlangen. Ich habe mich dabei bemüht, dieses Material ebenso herzurichten wie es M. Heidenhain gethan hat. Es wurde erwachsenen Kaninchen Blut entzogen und eine Transfusion gemacht; nach einigen Tagen war alles Knochenmark roth. Dieses Knochenmark sowohl wie auch das übrige Material wurde auf verschiedene Weise fixirt und zwar mit den bekannten Flemming'schen Gemischen, mit wässrigem Sublimat, mit Hermann'schem Gemisch, und zwei anderen von mir versuchten Gemischen[1]). Als genügend erwiesen sich nur Sublimat und meine Gemische. Das Sublimat hat den Vorzug, dass die Färbungen nach dessen Anwendung gut gelingen. Die beiden von mir seit längerer Zeit versuchten Gemische machen oft eine Färbung überflüssig, sie fixiren feine Theile bedeutend besser als Sublimat

1) I. Platinchlorid 10% Lösung 25 Theile
Osmium 2% „ 20 „
Eisessig 05 „
Aq. destill. 50 „
100 Theile.

II. Platinchlorid 10% Lösung 25 Theile
Osmium 2% „ 20 „
Eisessig 05 „
Sublimat, concentrirte wässr. Lösung 50 „
100 Theile.

und ermöglichen recht gute Färbungen, namentlich mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin.

Die Färbungen wurden hauptsächlich mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin ausgeführt. Es ist wohl nicht unbedingt nöthig, dass man erst Färbestudien am rothen Knochenmark des Kaninchens treibt, ehe man die genannte Färbung sonst verwendet, allein ich habe es gethan, um sie auch nach anderen Fixirungsmitteln mit Sicherheit anwenden und gegebenen Falls die Art und Weise abändern zu können. Für den letzteren Zweck aber musste ich jene Färbung am rothen Knochenmark genau kennen und so war ich auch nicht eher zufrieden, als bis ich alle jene Funde gemacht hatte, welche M. Heidenhain[1]) bei den Lymphocyten und Riesenzellen geschildert hat. Die Safranin-Orangefärbung nach Flemming und Reinke habe ich gleichfalls verwendet sowie die Hermann'sche Fixirung mit nachfolgendem Holzessig.

Die Färbungen mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin, welche ich der Kürze wegen mit BEH bezeichnen werde, ergeben bei weitem die besten und sichersten Resultate bei den Differenzirungen der Centralkörper und Astrosphären. Die Reinke'schen Färbungen sind sehr werthvoll und oft nicht zu umgehen, lassen aber keinen Vergleich mit BEH zu.

Im Uebrigen wurden die Präparate auf die übliche Weise behandelt. Es wurden Schnitte von 2—3 Mikra Dicke hergestellt und gefärbt. Als Farben und Reagentien wurden nur reinste Fabrikate aus unsern besten Fabriken verwendet. Die Zeichnungen habe ich mit Hülfe eines Abbe'schen Apparates ausgeführt und zwar in jeder Beziehung möglichst getreu dem Original.

Die Zelle muss für die Betrachtungen ihrer eigenen Organisation und ihrer Lebensvorgänge als ein Individuum angesehen werden. Sie ist zwar oft fest mit ihren Nachbarn verbunden, ihr innerer Organismus aber ist von ihnen getrennt und abgeschlossen, und sie bewahrt ihre Persönlichkeit so lange

1) Dr. Martin Heidenhain: Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Dieses Archiv B. 43. 1894.

sie lebt. Möglich wird dies dadurch, dass die Zelle eine äussere feste Grenzschicht besitzt.

Es mag wohl eine Anzahl Fälle geben, welche es wahrscheinlich machen, dass die Zellgrenze nicht von einer Hautschicht gebildet werde. Reinke[1]) spricht dies direkt aus, er fasst die Leucocyten als nacktes Mark auf. Diese Ansicht kann ich nicht theilen. Es ist wohl nicht nöthig, hier an die ungezählten positiven Funde bei den verschiedensten Zellarten zu erinnern, es sprechen auch alle theoretischen Erwägungen dafür.

Man muss zur Erklärung gewisser Vorgänge in der Zelle eine besondere Grenzschicht annehmen, auch wenn man sie nie gefunden hätte. Es ist einleuchtend, dass die Zelle als Individuum nicht anzusprechen wäre und auch nicht bestehen könnte, wenn sie nicht eine solche Hautschicht besässe. Dies ist ein Erforderniss ebenso für feinere chemische und physikalische als auch für gröbere mechanische Angriffe, denen sie ausgesetzt ist. Der Aggregatzustand der Zelle wird durch einen gewissen Kochsalzgehalt des umgebenden Mediums und der Zelle selbst aufrecht erhalten (etwa 0,6 %). Vergrössert sich der Kochsalzgehalt des umgebenden Mediums, so schrumpft die Zelle, verringert er sich, so quillt sie in einem gewissen Maasse. Die Grenzschicht dient nun offenbar auch dazu, den Einfluss solcher Angriffe, welche ein wechselnder Kochsalzgehalt der sie umgebenden Stoffe hervorbringt, abzuschwächen und auszugleichen, ohne dass die Lebensfähigkeit der Zelle gefährdet wird. Als grobes Beispiel führe ich subcutane Einspritzungen von reinem Wasser an.

Denkt man aber auch an grobe mechanische Angriffe auf die Zelle, welche im Körper selbst vorkommen bei der Bewegung der Gliedmassen etc., so ist ersichtlich, dass man sich nicht vorstellen könnte, wie ein Klümpchen Substanz von der Festigkeit des Schleims im Stande wäre, dem Druck und Stoss solchen Widerstand zu leisten, wenn man nicht annimmt, dass dieses Klümpchen eine Art Hülle in der Gestalt einer Grenzschicht des Protoplasmas besässe, welche sehr elastisch ist, so dass sie ähnlich einem Gummiball immer wieder einer kugligen Form zustrebt.

Es mag nun wohl Zellen geben, bei denen diese Zellgrenzschicht sehr zart ist, weil sie einem schnellen Wachsthum unterliegen und auch vor jeglichen Angriffen sehr geschützt sind wie

1) Reinke, Zellstudien. Dieses Archiv B. 43.

die Lymphocyten des Knochenmarks, aber auch bei diesen ist man durch verschiedene in den folgenden Auseinandersetzungen liegende Gründe gezwungen eine Grenzschicht anzunehmen, wie man ja auch eine solche thatsächlich durch Fixirungs- und Färbungsmittel darstellen kann.

Man gewinnt auch die Ueberzeugung von der Existenz einer Grenzschicht, wenn man sich den Vorgang der Zellvermehrung durch Theilung vergegenwärtigt. Hier findet am Schluss der Theilung stets die Bildung einer Trennungsfläche zwischen den beiden neuen Individuen statt und zwar vom Umfang d. h. der Zellgrenze aus nach der Mitte zu. Ob nun diese Grenzfläche eine doppelte ist oder als einfache gemeinsame Scheidewand besteht und bestehen bleibt, das fällt hier nicht ins Gewicht.

Ist es nun sicher, dass die Zelle durch ihre Grenzschicht im Stande ist, die verschiedensten Angriffe auszuhalten, ohne den geringsten Schaden zu nehmen, so ist aber auch ebenso sicher, dass eine Verletzung dieser schützenden Hülle zum Tode der Zelle führt.

Ich komme also zum Schluss. Die lebenden Zellen sind mit einer besondern Grenzschicht umgeben, und wir haben stets mit der Existenz derselben zu rechnen.

Ueber ihre Struktur will ich anderen Orts Beobachtungen vorführen.

Nunmehr gehe ich zur Beschreibung der Zellorgane, soweit sie im Protoplasma ihre Lage haben, über.

In den ruhenden Leber- und Milzzellen finde ich gewöhnlich zwei Centralkörper, manchmal auch drei, Fig. 1, welche aber meistens so dicht zusammenliegen, dass sie sich zu berühren scheinen. Oft ist auch nur ein feines Körperchen sichtbar, in welchem Falle dann anzunehmen wäre, dass wirklich nur ein Centralkörper vorhanden ist, oder dass die Centralkörper so gruppirt sind, dass sie für die mikroskopische Betrachtung von einer Seite als ein einziges erscheinen. Die Anwesenheit nur eines Centralkörpers würde mit andern bekannten Thatsachen nicht im Widerspruch stehen, denn es lässt sich sehr wohl denken, dass nach einer Zelltheilung, bei der an jedem Pol nur ein Körperchen vorhanden war, dies noch eine Zeit lang in der jungen Zelle als einziges bestehen bleibt, und dass erst später beim Wachsthum der Zelle eine Vermehrung eintritt.

Die Gestalt der Centralkörper ist rund, ihre Grösse verschieden oft auch in derselben Gruppe. Besteht die Gruppe aus mehr als zwei Körpern, so sind sie regelmässig nicht gleich gross. Sie grenzen sich nicht immer scharf gegen ihre Umgebung ab. Dies ist erklärlich und hat seinen Grund in der Strahlung, die von ihnen ausgeht.

M. Heidenhain hat zwischen den Centrosomen eine gefärbte Zwischensubstanz gefunden und sie primäre Centrodesmose genannt. Er behauptet — ohne einen Beweis dafür zu bringen —, dass aus ihr die spätere Centralspindel bei der Theilung entstehe. Er sagt, diese Centrodesmose bilde bei Ueberfärbung zusammen mit den Centralkörpern einen schwarzen Fleck, die Verklumpungsfigur und verliere bei stärkerer Farbentziehung allmählich die Farbe, während die Centralkörper sie behalten. Dies kann ich nicht bestätigen. Ich habe wohl gefunden, dass die ganze Astrosphäre schwarz gefärbt bleiben kann, während der Kern keine Eisenfarbe mehr hat, aber eine Centrodesmose habe ich nicht gefunden. Diese angebliche Centrodesmose soll sich nach Heidenhain dadurch bilden, dass nach einer Neubildung eines Centrosomen durch Knospung aus einem alten sich Substanz aus beiden Körpern ausspinne. (Heidenhain zeichnet diese Desmosen nebst Knospungen stark vergrössert, 6000fach!, etwa 4mal so gross als er sie gesehen hat, ohne zu bemerken, dass dies Schematisirungen sind, denn eine solche Vergrösserung liefern Zeiss'sche Linsen und Zeichenapparat nicht; dadurch wird unser Urtheil über diese von ihm beschriebenen Verhältnisse sehr getrübt.) Dies alles ist schwer erklärlich oder annehmbar. Eine Knospung aus den Befunden beweisen zu wollen ist doch etwas gewagt. Zieht man die absolute Kleinheit der Verhältnisse in Betracht, so muss man gestehen, dass es doch stets Zweifeln begegnen wird, wenn derartige Beobachtungen vorgeführt werden, wie die Knospung der Centrosomen.

Dass es Centrosomen verschiedener Grössen in einer Gruppe und in wechselnder Entfernung zu einander giebt, das ist oft wahrzunehmen. Liegen nun zwei verschieden grosse Centralkörper dicht an einander, so braucht dies doch noch keine Knospung zu sein. Sie könnten ja auch ein wenig über einander liegen und sich theilweise decken. Man kann sich leicht überzeugen, dass hier auch die besten Mikrometerschrauben nicht

ausreichen, um so minimale Abweichungen mit Sicherheit feststellen zu können. Soll aber die Knospung mit nachfolgender Desmose zu Recht bestehen, so muss diese doch so zur Beobachtung kommen, wie sie nach Heidenhain entstanden ist, also eine Desmose erst zwischen Centralkörper I und II und dann eine zwischen I und III oder II und III. Man müsste also stets einen Winkel sehen, an dessen Spitze und an dessen Schenkelenden Centralkörper liegen, während die Schenkel die Desmosen bilden. Heidenhain zeichnet aber Dreiecke, also allen dreien gemeinschaftliche Desmosen. Das stimmt nicht.

Heidenhains Satz „omnis centrosoma e centrosomate" ist demnach durch seine Beobachtungen weder bewiesen, noch annehmbar, noch auch formell richtig, denn er müsste heissen: omn*e* centrosoma e centrosomate.

Auch Reinke (l. c.) glaubt an die Knospung der Centralkörper nicht. Es bereitet auch diese Annahme der Knospung in der That Schwierigkeiten bei der Erklärung, in welcher Weise ein Theil der Fibrillen sich an die junge Centrosomenknospe anheften soll. Dieser Vorgang ist viel leichter zu verstehen, wenn man von der Annahme ausgeht, dass die Centralkörper sich durch eine einfache Theilung vermehren, nur kann man dann schwerlich in den Centralkörpern solide Körper erblicken wie Heidenhain sie definirt. Man wird unwillkürlich dahin geführt, sie als Körperchen zu betrachten, welche aus einer grossen Anzahl feinster Körnchen bestehen, welche unter sich und mit den Ursprüngen der Fibrillen durch ein enges Netz verbunden zu denken sind. Bei der Theilung würde dann die Hälfte oder ein Theil der Körnchen sich absondern und dieses Netzwerk einen gewissen Theil der Fibrillen mit herüber nehmen in die beiden Hälften. Dies wäre eine Art der Centrosomen Vermehrung, welche theoretisch wenigstens denkbar ist. Ich will aber später Beobachtungen vorführen, welche wohl im Stande sind, diese Annahme zu stützen, so dass sie nicht einfach aus der Luft gegriffen erscheint. Reinke ist durch seine Untersuchungen zu ähnlichen Schlüssen gelangt, doch meine ich, dass seine Anschauung eine etwas andre ist. Er nimmt an, dass kleine Körperchen in den Fibrillensträngen und im Netzwerk des Protoplasmas zerstreut angeordnet sind — dies lässt sich auch leicht feststellen — und mechanische Centren bilden, dass dann ferner aus

engerer Gruppirung dieser Centren Centralkörper zweiter Ordnung entstehen können und ebenso aus weiterem Zusammenschluss echte Centrosomen.

Er behauptet ferner, dass in den mechanischen Centren (Centralkörpern III. Ordnung) potentiell überall Centralkörper I. Ordnung vorhanden seien und dass mithin jederzeit an irgend einer Stelle im Protoplasma durch engere Gruppirung echte Centralkörper entstehen können. Der Meinung bin ich nicht, wenn ich auch die mechanischen Centren an den Fibrillensträngen gern anerkenne und an andrer Stelle an einem geeigneteren Objecte vorführen werde.

Die Entstehung der Centralkörper beziehungsweise die Art ihrer Vermehrung ist also noch nicht aufgeklärt und wird auch schwerlich am fixirten Object zu beobachten sein.

Die Centralkörper liegen gewöhnlich in der Nähe des Kerns, oft in einer Kernbucht. Sie haben auf der einen Seite den Kern, auf der andern eine grössere Protoplasmamasse. Beziehungen zum Kern sind in der Zellenruhe an Leber und Milzzellen nicht nachweisbar aber doch wahrscheinlich (Fig. 1). Ihre Lage bestimmt sich dadurch, dass sie der Ausgangspunkt für eine Protoplasmafaserstrahlung sind (Fig. 2).

Diese Fasern oder Fibrillen des Protoplasmas sind an den Centralkörpern befestigt, wenigstens muss man dies aus ihrer Thätigkeit und späteren Betheiligung an den Vorgängen der Mitose schliessen, und gehen von diesen nach allen Richtungen in das Protoplasma; oft kann man sie bis zur Zellgrenze verfolgen. Fig. 2, 3, 4.

Gefärbt sehen sie aus wie feinste schwarze Linien, manchmal gekrümmt oder wellig. Fig. 3. Es zeigt sich aber, dass sie meistens mit sichtbaren Körnchen besetzt sind, so zwar, dass die Körnchen Verdickungen der Linien bilden (Fig. 2) oder, dass sie ihnen seitlich ansitzen. Fig. 3, 4. Es ist wohl möglich, dass die seitlich ansitzenden Körnchen eine Contraction der Fibrillen vermitteln und die in den Fibrillen liegenden die Contraction selbst ausführen, allein einer solchen Anschauung stehen noch Widersprüche entgegen. Ich finde die Körnchen beider Gattungen, die hier oft schwer zu scheiden sind, bei Zellenruhe nicht stets in einer bestimmten Anordnung, etwa so wie sie von andern beschrieben ist, welche einen direkten Vergleich mit

einer quer gestreiften Muskelfaser zulässt. Doch haben die Fasern derselben Zelle in etwa gleichem Abstande von den Centralkörpern eine stärkere Verdickung, so dass diese Körnchen, wenn der Centralkörper nicht nahe am Kern, sondern frei im Protoplasma liegt in einer Kugelfläche um die Centralkörper angeordnet sind und so das von v. Beneden geschilderte Körnerstratum darstellen. Fig. 4, 5, 6. Dass es thatsächlich eine Kugelfläche ist, davon kann man sich durch verschiedene Einstellung der Linse überzeugen. Die Grösse sowohl wie die Zahl der Körner des stratums schwankt sehr von den feinsten Pünktchen bis zu einer Grösse, welche den Centralkörpern nahe kommt, und zwar so, dass je kleiner die Kugelfläche ist, desto grösser die Körner sind und desto geringer ihre Zahl. Ist die Centralkörpergruppe nahe am Kern gelegen, so erscheint der Theil der Kugelfläche, welchen der Kern einnimmt, wie ausgeschnitten, er fehlt. Fig. 6. M. Heidenhain behauptet, dass das Körnerstratum dadurch entstehe, dass mehrere Mikrosomen derselben Fibrille durch Contraction so nahe an einander zu liegen kommen, dass sie zu einem Körper verschmelzen. Hier ist zu entgegnen, dass zur Bildung solcher Körper ein ganz beträchtliches Stück der Faser nöthig wäre, ferner dass die Contractilität der Fibrillen überhaupt sehr fraglich und noch nicht erwiesen ist. Es macht keine Schwierigkeiten, die Chromatinbewegung bei der Theilung sowie andere Effecte zu erklären, ohne eine Contractilität der Fibrillen anzunehmen. Es ist ferner kein Grund auffindbar, warum gerade an dieser Stelle rings um die Centralkörper eine stärkere Contraction der Fibrillen stattfinden sollte. Auch die Annahme, dass benachbarte Körner nebst ihren innerhalb des stratums liegenden Fibrillen mit einander verschmelzen, hat wenig stützende Momente für sich, vielmehr müsste man dann in den Schnitten Kreise finden statt der regelmässig gelagerten Körner. Diese Dinge liegen jedesfalls nicht so einfach und harren noch weiterer Aufklärung.

Ob die Fibrillen in ihrer ganzen Länge unverästelt sind, ist aus dem vorliegenden Object nicht zu entscheiden, an andern Objecten findet man Verästelungen und an diesen Stellen gröbere Körnchen befestigt. Nicht alle Fibrillen kann man bis an die Zellgrenze verfolgen (Fig. 7), und aus Gründen, welche ich später entwickeln werde, behaupte ich auch, dass nicht alle

Fibrillen bis an die Zellgrenze laufen, beziehungsweise an der Grenzschicht befestigt sind, sondern dass ein grosser Theil entweder mit der Kernhaut in Verbindung steht oder frei im Protoplasma endigt.

Die Zahl der Fibrillen ist, wenigstens bei Leber- und Milzzellen, nicht annähernd zu schätzen, die Körnerzahl des stratums giebt dafür natürlicherweise keinen Anhalt.

Eine Neubildung von Fibrillen kann wohl schwerlich zur Beobachtung kommen, man muss sie aber voraussetzen. Es werden nämlich eine grosse Anzahl von Fibrillen bei der Zelltheilung zu gewissen Zwecken derartig verbraucht, dass bei der nächsten Theilung nothwendig zur Erreichung derselben Zwecke neue Fibrillen gebildet werden müssen. Es werden die Fibrillen, welche die Centralkörper mit den Chromosomen verbinden, gegen das Ende der Theilung immer kürzer und schliesslich, bei Bildung der Tochtersterne etc., auf ein geringstes Maass ihrer Länge eingeschränkt. Ebenso werden die Fasern, welche der Centralspindel angehören, am Ende der Theilung so verändert, dadurch dass sie in der Mitte durch die neue Zellgrenze halbirt werden und am andern Ende durch die Dazwischenlagerung des Chromatins und dann des neuen Kerns, durch dessen Mitte sie ja vorher liefen, von dem Centralkörper vollständig abgeschnitten werden, dass sie jedesfalls, wenn auch nicht zu Grunde gehen, so doch sicher nicht mehr ihren früheren Zwecken dienen können, nämlich eine Verbindung etc. zwischen zwei Centralkörpern zu bilden. Sobald nun eine neue Theilung beginnen will oder auch schon früher, müssen andere Fasern entweder durch Längenwachsthum oder durch Längsspaltung aus den alten, oder indem beides stattfindet, neu gebildet werden, welche bei der neuen Spindel die Rolle übernehmen, die beiden Pole zu verbinden. Es müssen aber auch die neuen sogenannten Zugfasern in doppelter Zahl im Vergleich zu den alten gebildet werden. Ich komme hierbei nothwendig auf eine alte Frage zu sprechen, welche noch immer der Lösung harrt, wie stellt sich die Verbindung der Centralkörper mit den Chromosomen bei der Theilung her, nachdem vorher die Kernmembran beide Theile vollständig getrennt zu haben scheint. Die Antwort, wie dies thatsächlich geschieht, ist jedesfalls nicht leicht und einfach zu geben und ich habe in der Litteratur nirgends bis jetzt eine auch nur einigermaassen be-

friedigende Lösung derselben gefunden, wenigstens eine solche, die durch Vorführung von Beweisen eine besondere Würdigung verdient. (Die Hermann'sche Darstellung, wonach sich zunächst eine Centralspindel bildet und darnach erst von jedem Polkörper eine Emanation von Fibrillen nach den Chromosomen stattfindet, ist sicher falsch. Denn es lässt sich an demselben Object — Salamanderhoden — zeigen, dass beide Centrosomen Verbindungen mit allen Chromosomen haben noch ehe eine Centralspindel sichtbar ist. Hermann hat zerschnittene Zellen vor sich gehabt.) Ich will hier nicht auf Einzelheiten eingehen, diese Sache soll an andrer Stelle eine eingehende Erörterung erfahren, hier will ich nur für den vorliegenden Zweck bemerken, dass man doch immerhin im Stande ist, den Vorgang theoretisch sehr einfach und vollständig zu erklären. Am Ende der Theilung haben wir nämlich eine Verbindung des Centralkörpers mit allen Chromosomen an einem Pol. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass diese Verbindungen, die einmal bestanden haben, nicht wieder gelöst werden. Man kann sich leicht vorstellen, dass bei der Rückkehr der Zelle zur vollsten Ruhe doch diese alten Leitungen vom Centralkörper nach den Chromosomen erhalten bleiben, wenn sie auch nicht als gerade Linien erscheinen, sondern in der Kernhaut und den Lininsträngen des Kerns gewunden verlaufen. (M. Heidenhain bestreitet jede Verbindung der Centrosomen mit dem Kern in der Ruhe, er scheint sich also Hermann anzuschliessen). Bei einer neuen Theilung wird diese alte Leitung sofort in Thätigkeit gesetzt, aber nun entsteht folgendes Verhältniss. Es war bisher eine Faser zwischen einem Chromosomen und einem Centralkörper ausgespannt; es werden aber jetzt aus einem Centralkörper zwei, vielleicht durch einfache Theilung des alten, und aus einem Chromosom durch Längsspaltung zwei. Anstatt der einen früheren Verbindungsfaser müssen also zwei entstehen, nämlich von jedem Centrosom an je eins der beiden Chromosomen, also wo früher eine Faser nach meiner Annahme bestanden hat, müssen zwei entstehen. Hier ist also eine Neubildung von Fibrillen erforderlich, selbst dann, wenn man die unbewiesene Annahme macht, dass die Zugfasern oder Leitfasern der alten Zelle in der Tochterzelle als solche bestehen bleiben.

M. Heidenhain hat neuerdings den Satz aufgestellt, dass alle centrirten Fibrillen, womit die an den Centralkörpern ent-

springenden gemeint sind, mit dem andern Ende an der Zellgrenzschicht befestigt sind und er leitet daraus weiter her, dass den Fibrillen einer Zelle stets eine bestimmte Spannung und jeder die gleiche Anzahl Mikrosomen eigen sei, durch welche die Lage der Centralkörper sowohl als die des Kerns bestimmt würde. Er denkt sich den Kern hineingeschoben zwischen die centrirten Fibrillen, welche ihm dadurch Platz geben, dass sie stark ausgebogen und gedehnt werden. Hierzu muss ich zunächst feststellen, dass mir bis jetzt kein einziger Befund vorgekommen ist, bei dem die centrirten Fasern sichtbar um den Kern herum biegen. Heidenhain sucht aber mit seiner Anschauung die Thatsache zu erklären, dass der Kern bei den Lymphocyten oft eine nierenförmige bis hufeisenförmige und überhaupt eine polymorphe Gestalt annimmt, indem er sagt, es könne aus irgend einem Grunde ein Theil der Fibrillen, welche um den Kern laufen, die Oberhand in der Spannung gewinnen und dann den Kern von zwei Seiten so drücken, dass er senkrecht zu diesem Drucke ausweiche und eine elipsoide Gestalt annehme. Ich halte diese Erklärung für nicht möglich, auch wenn man gelten lassen will, dass keine der Fibrillen am Kern inserirt, weil sie an inneren Widersprüchen leidet. Stellt man sich einen runden Kern vor, welcher zwischen die centrirten Fibrillen hineingeschoben wäre, und es geriethe — ganz willkürlich — eine Anzahl sich gegenüber liegender Fibrillen in Contraction, so würde der Kern, indem er durch den Druck eine elipsoide Form annähme, die Fibrillen, welche um die spitzeren Enden des Kerns ziehen, stark ausbiegen und dehnen müssen. Bei Kernen, welche annähernd ringförmig geworden sind, müsste diese Dehnung der Fibrillen eine ganz bedeutende sein. Je stärker die Fibrillen gedehnt werden, desto stärker muss nun auch ihr Widerstand sein. Dieser Widerstand ist aber nach dem Heidenhain'schen Spannungsgesetz von vornherein gleich dem Druck, der von den andern Fibrillen ausgeübt wurde. Der Druck muss also ohne Effect auf die Gestalt des Kerns bleiben. Dieser Widerspruch liegt ohne Weiteres in dem „Spannungsgesetz“ selbst begründet. Es kommt aber noch etwas anderes hinzu.

Es ist unmöglich aus einer Kugel ein Elipsoid von gleichem Volumen zu machen, ohne dass die Oberfläche vergrössert würde. Wenn man also mit einer Kernhaut rechnet, was wohl auch

Heidenhain thut, dann müsste diese bedeutend gedehnt werden, wenn ein kugeliger Kern zu einem länglichen oder ringförmigen gedrückt werden sollte. Den Widerstand, den hier die Kernhaut der hypothetischen Contraction der Fasern leisten würde, halte ich für noch viel bedeutender als den der Fibrillen. Heidenhain's Versuch, die vielgestaltigen Kerne auf diesem Wege zu erklären, muss also wohl als vollständig missglückt angesehen werden. Er schliesst einen logischen Widersinn in sich.

Meine letzte Betrachtung führt aber vielleicht auf eine andere Erklärungsweise, wenn man überhaupt die vielgestaltigen Kerne stets aus kugelrunden entstanden wissen will. Die vielgestaltigen haben bei gleichem Volumen eine grössere Oberfläche, und es liegt der Gedanke nahe, dass die Kerne selbst ihre ganze Gestalt verändern und dabei ihre Oberfläche vergrössern zu bestimmten physiologischen Zwecken. Als einer erscheint offenbar eine Vermehrung des Stoffwechsels. Sie bieten ihrer Umgebung eine grössere Oberfläche dar, also ist auch ein grösserer lebhafterer Stoffwechsel möglich, und gerade im rothen Knochenmark — Heidenhain's Objekt — wird man ja einen sehr lebhaften Stoffwechsel annehmen müssen.

Indessen ist die Polymorphie nicht bei allen Kernen gleichwerthig und nur der Vergrösserung des Stoffwechsels dienlich zu achten. Ich werde an anderer Stelle ausführlich nachzuweisen suchen, dass die Vielgestaltigkeit in einer gewissen Form eine Vorbereitung des Kernes zur Theilung und zwar zur mitotischen Theilung ist.

Um nicht missverstanden zu werden, will ich noch betonen, dass ich den centrirten Fibrillen durchaus nicht jede Spannung absprechen will; ich bin aber nicht der Meinung, dass man, wenn auch nur in der Theorie ein Spannungsgesetz, wie es Heidenhain thut, für diese Verhältnisse gelten lässt. Darnach müssten alle Fasern einer Zelle auf die gleiche Länge gebracht, die gleiche Spannung haben. Daraus folgt, dass verkürzte Fasern dicker und gedehnte dünner erscheinen müssen. Dieser Voraussetzung entsprechen aber die Befunde vorläufig nicht. Auch Reinke hebt dieses besonders hervor, dass die längsten Fasern bei den Kriechformen der Leukocyten die stärksten seien.

Ich kann, wie schon erwähnt, einzelne centrirte Fibrillen in meinen Präparaten bis an die Zellgrenze verfolgen und nehme

auch an, dass sie an der Zellgrenzschicht befestigt sind. Ein andrer Theil endigt wohl frei oder in Körnchen im Protoplasma und ein dritter wahrscheinlich an der Kernhaut. Dadurch wird die Stellung der Centralkörper in der Zelle und zum Kern vollständig gesichert. Ich kann den Befund Heidenhain's nicht bestätigen, dass bei Abhebungen des Protoplasmas vom Kern keine Zacken an diesen zu sehen seien, welche man nach Durchreissung der befestigten Fibrillen sehen müsste. Ich finde vielmehr bei solchen Abhebungen feinste Brücken von den Centralkörpern nach dem Kern gehend (Fig. 3).

Ich sagte oben, die Lage der Centralkörper bestimme sich dadurch, dass sie der Ausgangspunkt einer Protoplasmastrahlung seien. Damit ist ausgesprochen, dass jeder Centralkörper seine eigene Strahlung hat. Wir haben nun zwar in den Befunden keinen bestimmten Anhalt dafür, denn es ist in der Zellenruhe keinerlei Kreuzung von Strahlen bemerkbar, noch auch erscheint das Körnerstratum um die Centralkörper doppelt, wie man dies doch erwarten müsste. Fasst man aber diese Verhältnisse so auf, wie sie wirklich liegen, dass nämlich infolge der dichten Aneinanderlagerung der Centralkörper die Fasern so dicht zu liegen kommen, dass man nicht mehr sagen kann, welchem von beiden Körpern sie angehören, so ist es erklärlich, dass man nicht im Stande ist, zwei Strahlensysteme oder mehr zu unterscheiden. Gleichwohl setze ich nicht willkürlich und ohne Grund zwei Strahlensysteme voraus, denn man ist sehr wohl im Stande, diese fraglichen Systeme sichtbar zu machen, sobald nur die Centralkörper soweit auseinander rücken, dass uns die Strahlenbeider nicht mehrgleichlaufend, sondern in Winkeln zu einander erscheinen können.

In der Zellenruhe tritt nun noch eine andre Erscheinung mit den Centralkörpern auf, die sogenannte Astrosphäre, auch Attractionssphäre genannt. In dem Worte selbst liegt seine Erklärung, es ist eine Kugel, welche grösstentheils von den Strahlen der Centralkörper gebildet wird. Diese Erklärung ist aber nicht ganz zutreffend, insofern als das Wort nicht die ganze Strahlenausbreitung in der Zelle bezeichnen soll, sondern eine bestimmt abgrenzbare Kugel in deren Mitte die Centralkörper liegen. Es ist also nur eine kurze Strecke der Strahlen von den Centralkörpern aus gerechnet in den Begriff dieses Wortes gefasst. Es handelt sich aber hier nicht um eine überflüssige Wort- und Be-

griffsvermehrung, sondern um eine thatsächlich und sehr deutlich auftretende Erscheinung an den ruhenden Zellen. Man sieht nämlich die Centralkörper in einem kugligen Körper liegen, wie auch van Beneden es schilderte, au centre de chacune des sphères se voit un globule. Bei entsprechend mit *BEH* gefärbten Leberpräparaten fällt die Astrosphäre sofort in die Augen, so dass sie schon bei schwächeren Vergrösserungen nicht bloss sichtbar, sondern auffällig ist. Sie erscheint dann als ein meist kugelrunder (Fig. 3, 5, 7, 8), oft aber auch ausgezackter (Fig. 4. 9, 10), sich ziemlich scharf abgrenzender Körper, dessen Durchmesser sehr schwankt, öfters aber ungefähr auf ein Viertel des Kerndurchmessers zu schätzen ist. In einer Zelle ist stets nur eine Astrosphäre sichtbar. Sie ist natürlich nicht in allen Zellen, aber doch bei einem grossen Theil derselben zu finden, so dass schon eine oberflächliche Durchmusterung eines Präparats eine ganze Anzahl vor Augen führt. Sie liegen nicht immer an den Kern gepresst, sondern oft ganz frei im Protoplasma.

Es entsteht nun die Frage, ob diese Astrosphären Kunsterzeugnisse sind oder ob sie thatsächlich in der Zelle vorgebildet waren. Es liegen für den ersten Fall keinerlei triftige Gründe vor, sondern alles spricht dafür, dass die Astrosphären, so wie wir sie sehen auch in der lebenden Zelle vorhanden sind. Sobald man nämlich gute Fixirungsmittel anwendet oder entsprechende Färbungen, so erscheinen die Astrosphären ohne weiteres. Durch meine Fixirungsmittel werden die Astrosphären schon im ungefärbten Präparat deutlich und zwar mit denselben Eigenschaften wie im gefärbten Präparat sichtbar. Nach Sublimatfixirung und *BEH* sieht man sie als hochrothe Kugeln mit einem schwarzen Punkt in der Mitte, der Centralkörpergruppe, während das Zellprotoplasma mehr rosa gefärbt ist. Heidenhain behauptet, dass die Färbung der Astrosphäre bei den Lymphocyten nur quantitativ von der des Protoplasma verschieden sei. Dies widerspricht den eben geschilderten Befunden bei den Leberzellen, es ist hier die Quantität und die Qualität der Farbe eine verschiedene. Und wenn man hier mit Heidenhain der Farbenreaktion Bedeutung beimessen will, ist man berechtigt, die Astrosphäre für etwas Besonderes Andersartiges zu halten, als einen bloss abgegrenzten Bezirk der Protoplasmastrahlung. Heidenhain sucht dies dadurch zu erklären, dass er sagt, die Grenze der Astrosphäre werde von

dem Körnerstratum gebildet und die Räume zwischen den Fibrillen innerhalb des Stratums würden absolut so eng, dass hier ein andrer Stoffwechsel und also auch andere Reaktionen Platz greifen als ausserhalb desselben. Wäre dies der Fall, dann müssten sich eben aus diesem Grunde die Astrosphären nach dem Centrum zu dunkler färben, während gerade das Umgekehrte, wie ich noch zeigen werde, stattfindet. Andrerseits trifft es auch nicht zu, dass das Körnerstratum die Astrosphärengrenze bilde. Man findet Astrosphären ohne Stratum und Strata ohne Astrosphären (Fig. 8, 6), man findet aber auch das Stratum ausserhalb der Astrosphäre liegen (Fig. 4, 7), so dass hieraus hervorgeht, dass beide Dinge unabhängig von einander bestehen können.

Wenn man die neuesten Arbeiten über die Centralkörper und Astrosphären vergleicht, so muss gegenüber der Heidenhain'schen Auffassung, dass die Astrosphäre kein eigenes Organ, keinen Körper, sondern nur einen physikalisch mit den übrigen Zellräumen gleichartigen Bezirk der Strahlung bildet, die Mewes'sche[1]) Darstellung der Astrosphären-Verwandlung auf den ersten Blick Verwunderung erregen.

Er schildert die Astrosphäre als einen soliden Körper — ohne besonderes Gewicht auf das Vorhandensein einer Strahlung in ihr oder eines Centralkörpers zu legen, welche er auch nicht abbildet —, er lässt diesen in Stücke zerfallen, sich verkrümeln in kleinste Körnchen, welche sich mit Chromatin, das aus dem Kern ausgewandert ist, beschweren, und sich in andrer Jahreszeit wieder gruppiren und consolidiren. Dabei spielen auch noch andre Körper, nach Mewes, echte Nebenkerne und rundliche Ballen sowie andre runde Körper, über die Mewes nicht die geringste Auskunft geben kann, eine Rolle. Ich kenne aus eigenen Untersuchungen jene grossen Körper, die Mewes schildert, schon lange, habe sie später wieder untersucht und bin nun mit Hülfe der neuesten Färbetechnik im Stande gewesen, feinere Theile daran zu erkennen. Sie entsprechen allerdings allen Anforderungen, die in der Definition der Astrosphäre gegeben sind. Man findet deutlich mit *BEH* schwarz gefärbte Centralkörper, wie auch eine Strahlung in ihnen, man kann auch diese Strahlen bis weit in das Protoplasma hinein verfolgen.

1) Dr. F. Mewes, Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Dieses Arch. B. 44.

Rawitz[1]) bestreitet jeden strahligen Bau der Astrosphäre bei den ruhenden Hodenzellen des Salamanders und behauptet, die Fibrillen liefen von der Zellgrenze nicht bis zum Centralkörper sondern nur bis zur Grenze der Astrosphäre und seien an dieser befestigt. Deshalb hält er den Namen Attractionssphäre für den richtigeren. Dem muss ich, wie eben ausgeführt, widersprechen. Ob nun aber die von Mewes beschriebenen Verwandlungsformen namentlich die in feinsten Körnchen rings um den Kern vertheilte „Astrosphäre“ wirklich das ist, wofür es Mewes ausgiebt, das ist sehr zu bezweifeln. Er hält die Körnchen für die Astrosphäre. Wo ist dann aber die Centralkörpergruppe geblieben mit der Fibrillenstrahlung? Eine Erklärung dafür will ich weiter unten zu geben versuchen.

Schenkt man aber den Mewes'schen Befunden sammt seiner Deutung Glauben, so würde sofort die Heidenhain'sche Auffassung hinfällig.

Nach meinen Befunden bei den ruhenden Leber- und Milzzellen ist die Astrosphäre durchaus strahlig gebaut und zwar sind die Strahlen grösstentheils sehr zart und in dichter Anordnung. Dieses strahlige Aussehen reicht indessen nur bis an die Grenze der Astrosphäre. Ein Theil dieser Strahlen ist stärker und dunkler gefärbt und dieser reicht weiter ins Protoplasma und oft bis an die Zellgrenze. An diesen Fibrillen sind dann auch die schon beschriebenen Körnchen sichtbar. Ob nun alle diese Fibrillen gleichwerthig sind, ist auf Grund des vorliegenden Materials nicht zu sagen. Ebenso wenig ist zu entscheiden, ob die Fibrillen innerhalb der Astrosphäre organisch miteinander verbunden sind; das soll an andrer Stelle an andrem Material gezeigt werden. Hier ist nur sicher, dass sie alle nach der Centralkörpergruppe centrirt sind. Dieser Umstand sowie auch die Rolle, welche die centrirten Fibrillen bei der Zelltheilung spielen, drängen zu der Annahme, dass sie an den Centralkörpern befestigt sind und bleiben. Um nun kurz zu wiederholen, haben wir in den Astrosphären folgende physikalischen Verhältnisse, welche deutlich sichtbar, also wahrscheinlich auch thatsächlich vorhanden sind. In der Mitte liegt die Centralkörpergruppe. Von ihr gehen eine Anzahl feinster und auch etwas gröberer Fibrillen aus; die feinsten sind nur bis zur Astrosphärengrenze sichtbar, die gröberen reichen darüber

1) Dr. Bernhard Rawitz, Centrosoma und Attractionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Dieses Archiv B. 44.

hinaus, oft bis zur Zellgrenzschicht. Die Grenze der Astrosphäre ist scharf. Ausserdem muss man noch die Zwischenräume zwischen den einzelnen Fibrillen (Heidenhain's interfilare Räume) in Betracht ziehen. Ueber die letzteren mögen hier noch einige Erwägungen Platz finden.

Macht man die *BEH* Färbung etwas stärker oder lässt die Farbe etwas weniger ausziehen, so findet man bei Sublimatpräparaten (bei meinen Fixirungen auch ohne diesen Kunstgriff) Astrosphären, welche fast so schwarz gefärbt sind als die Centralkörper, wobei aber die Räume in der Nähe der Centrosomen heller bleiben und der schwarze Ton nach der Grenze zu stärker wird (Fig. 3, 9, 10). Die Centralkörper können dabei ganz deutlich erscheinen. Hier ist nun die Färbung ganz gewiss qualitativ anders als die des Protoplasmas. Diese Schwarzfärbung kann nicht allein dadurch bedingt sein, dass die Fibrillen sich stärker gefärbt haben, denn dann wäre einmal die Grenze nach aussen nicht so scharf, Fig. 9, andrerseits aber, und das ist der wichtige Punkt, müsste dann doch entsprechend der Zunehmenden Dichte die Schwarzfärbung nach der Mitte zu an Stärke wachsen. Es müssen also andere Stoffe sein, welche diese Färbung verursachen. Und da bleibt nur übrig die Räume zwischen den Fibrillen dafür verantwortlich zu machen. Diese werden nach der Peripherie hin an Masse grösser, und müssten durch Schwarzfärbung den geschilderten Effect geben.

So sind wir also dahin geführt worden in den interfilaren Räumen der Astrosphären einen besonderen Stoff anzunehmen, welcher von dem Zellprotoplasma verschieden ist und die Astrosphäre zu etwas Besonderem macht. Welcher Art dieser Stoff ist, das kann man nur vermuthen. Es ist wohl möglich, dass wir in ihm das zu sehen haben, was Boveri Archoplasma genannt hat. Heidenhain leugnet zwar die Existenz eines Archoplasmas, er hält es mit der Astrosphäre für identisch. Allein seine Ausführungen stehen mit den eben geschilderten Thatsachen in direktem Widerspruch und sind nicht im Stande, dieselben zu erklären. Vergleicht man nun noch einmal die Befunde von Mewes, so erscheinen diese jetzt in einem anderen Lichte. Sie lassen sich jetzt so erklären, dass es nur die interfilaren Stoffe sind, welche sich in Stücke und Körnchen auflösen, ohne dass dadurch die Centralkörpergruppe mit den Fibrillen alterirt

wird. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass Mewes die Centralkörper überhaupt nicht hat sichtbar machen können, also auch über deren Verbleib nichts angegeben kann.

Ueber die chemische Natur der Astrosphären, der Fibrillen, der Mikrosomen und Centralkörper Aufschlüsse zu geben, dürfte vor der Hand sehr gewagt sein. Heidenhain hat diese Frage für die Centralkörper ausführlich erörtert, doch wie ich meine, in sehr unglücklicher Weise.

Heidenhain schliesst zunächst aus dem Lichtbrechungsvermögen auf die Dichte der Centralkörper. Ein solcher Schluss ist nicht erlaubt. Die Dichtigkeit oder das Eigengewicht der Körper hat mit ihrem Lichtbrechungsvermögen nichts zu thun. Das letztere wird vielmehr durch die Gestalt und Anordnung der Moleküle bedingt. Ebenso wenig ist aus der Färbbarkeit mit einem Farbstoff, welche die Centralkörper mit andern Zell- oder Kernbestandtheilen gemein oder nicht gemein haben, ohne weiteres auf eine Stoffähnlichkeit oder Unähnlichkeit zu schliessen. Es kommen hier gewiss bei manchen Farben sehr abweichende Färbungseffecte vor, welche aber erst dadurch entstehen, dass das Fixirungsmittel auf die Eiweisskörper eingewirkt hat. Da wir aber meist Fixirungsmittel mit starken chemischen Affinitäten verwenden, so könnten zwei einander sonst sehr ähnliche Eiweissstoffe doch so stark in ihrer Reaktion verändert werden, dass sie sich einem Farbstoff gegenüber grundverschieden verhalten. Das sehen wir ja schon bei Färbungen mit derselben Farbe nach verschiedenen Fixirungen. Will man aus der Färbbarkeit absolute Schlüsse auf die chemische Verwandschaft der Eiweisskörper ziehen, so muss man doch immer sehr viele Färbungen zusammenhalten und diese Resultate verwerthen. Ich bin der Meinung, dass es nur ein äusserliches Interesse hat zu wissen, ob die Centralkörper dieselbe Färbung wie z. B. die Nukleolen annehmen oder nicht. Ihre Stoffähnlichkeit wird man daraus allein nicht behaupten dürfen. Erinnert man sich, wie gross der Färbungsunterschied zwischen Nukleolen und Chromatin ist und wie dieser Unterschied bei der Theilung ganz verschwindet, oder wie aus ungleichartigen Kerntheilen der Samenfadenkopf mit seiner homogenen, sich doch so eigenthümlich gegen Farben verhaltenden Masse entsteht, so wird man das oben Gesagte zugeben. Freilich wenn man glaubt, eine spezifische Färbung für gewisse Zellbe-

standtheile gefunden zu haben, dann wird man Theilchen, welche sich stets ebenso färben, geneigt sein für gleichartig oder identisch mit den sich spezifisch färbenden Theilen zu halten. Doch wird man nicht umhin können für die Identität andre zwingende genetische Beweise zu erbringen, da die Färbung doch höchstens als Fingerzeig aber nicht als Beweis anzusehen ist. Nach diesen Auseinandersetzungen ist es klar, dass die Heidenhain'schen theoretischen Studien über die Substanz der Centrosomen nur einen geringen Werth haben, jedenfalls sind aber die Schlüsse, die er aus ihnen zieht, nicht richtig.

Aus allem bisher Gesagten ist ersichtlich, dass ich mit dem Begriffe eines Centralkörpers den eines Mittelpunktes oder Insertionspunktes für die Protoplasmastrahlungen verbinde. Heidenhain sagt, er halte es für gewagt, bei einem ganz nackten Centralkörper eine (unsichtbare) Strahlung anzunehmen. Ich möchte den Satz in gewisser Weise umkehren. Ich halte es für gewagt, ganz nackte Körnchen im Protoplasma für Centralkörper zu erklären.

Wenn man die Heidenhain'schen Zeichnungen der Riesenzellen des Knochenmarks studirt, so bekommt man den Eindruck, dass diese Körnchen wohl nichts anderes sein können als Centralkörper. Andrer Ansicht wird man aber, wenn man Knochenmarkpräparate selbst betrachtet. Die Färbungen des Knochenmarks mit *BEH* gelingen sehr gut und man ist leicht in den Stand gesetzt, die Heidenhain'schen Angaben zu controlliren. Da findet man nun in der That öfter Zellen, welche den Heidenhain'schen Zeichnungen vollständig entsprechen, welche genau jene schönen Bilder bieten mit den sauber gefärbten schwarzen Körnchen in Haufen oder zerstreut liegend im Protoplasma der Kernhöhle. Man findet aber noch öfter Zellen, welche Unmengen solcher genau so gefärbter Körnchen enthalten, die aber dann nicht nur in der Kernhöhle, sondern auch ausserhalb des Kernes und namentlich zahlreich in der Nähe der Zellgrenze sich finden. Heidenhain hat selbst schon darauf aufmerksam gemacht, er hält diese Körnchen für Zellmikrosomen. Das mag auch richtig sein, nur fehlt uns jetzt ein Unterscheidungsmerkmal zwischen Zellmikrosomen und Centralkörpern. Und dies fällt sehr ins Gewicht, wenn man bedenkt, dass sich in einem Schnitt alle Uebergänge finden können zwischen einer Zellmikrosomen-Färbung und der saubersten Centralkörperfärbung. Doch dies ist nicht

nur bei den Riesenzellen der Fall. Man findet ebenso bei den Lymphocyten des Knochenmarks fast regelmässig in einer Zelle ausser den Körnchen, welche man für die Centralkörpergruppe halten möchte, an einer andern Stelle ein oder mehrere genau wie Centralkörper aussehende pechschwarz gefärbte Körnchen. Auch hier fehlt ein Unterscheidungsmerkmal. Heidenhain kann, wenn vielleicht für geschlossene Mikrocentren in Riesenzellen, so doch gewiss nicht für jedes einzelne liegende Körnchen den Beweis nach seiner Definition erbringen, dass dies ein Centralkörper ist. Denn ich kann genug Präparate vorführen, wo man thatsächlich nicht mehr im Stande ist, die Zellmikrosomen von den Centralkörpern zu scheiden. Weiss man dies aber, dann muss man auch zugeben, dass die Unsicherheit in der Unterscheidung stets auch bei einem anscheinend tadellos gefärbten Präparate da sein muss. Ob man aber die grossen Mikrocentren in den Riesenzellen überhaupt für Centralkörpergruppen zu halten hat, das mag Heidenhain selbst beweisen. Eine Strahlung oder eine Astrosphäre habe ich nie bei ihnen gesehen; auch ist man sehr enttäuscht, dass Heidenhain nicht eine einzige Polymitose einer Riesenzelle mit den vielen Polen und Spindeln durch eine Zeichnung vorgeführt hat. Ist es nun jedem unbenommen, gewisse Körnchen in seinem Präparat für Centralkörper zu halten, so muss man doch, wenn man Studien über deren Eigenschaften vorführen will, seine Leser auch überzeugen, dass man sich nie über die Natur der Körper in Irrthümern befunden hat. Dazu fehlt es uns aber noch an einer Definition, welche es ermöglicht, jeden Körper mit Bestimmtheit als Centrosomen zu erkennen. Die Heidenhain'sche Definition „Centralkörper sind scharf umgrenzte solide (durch Eisenhämatoxylin unter Umständen specifisch färbbare) Granula von sehr geringer Grösse. Sie besitzen die Fähigkeit zu assimiliren, zu wachsen und sich durch Knospung zu vermehren. Sie zeigen in hohem Maasse die Neigung Gruppen zu bilden, wobei sie innerhalb der Gruppe durch eine bei Gelegenheit ihrer Vermehrung zwischen ihnen sich ausspinnende Substanz aneinander gekettet sind. Sie können entweder für sich allein oder als Gruppe vereinigt die Ursprungspunkte für die Fäden eines centrirten Systemes abgeben“ leistet in dieser Beziehung garnichts, ganz abgesehen davon, dass sie in einzelnen Theilen nicht Stich hält.

Anders steht es aber, wenn die Centralkörper von einer Strahlung umgeben sind, wenn sie im Mittelpunkte einer sichtbaren Fibrillenstrahlung liegen, hier dürften keine Zweifel mehr bestehen. Ich meine also, die Definition muss so gefasst sein, dass sich die sicheren Erkennungsmerkmale in ihr finden, nur eine solche Definition hat einen praktischen Werth. Da wir aber nur ein solches untrügliches Merkmal bis jetzt kennen, so erübrigt sich alles andre als unnöthiges Beiwerk.

Die Definition muss lauten: „Centralkörper sind Zellorgane in Gestalt kleinster Körnchen, welche die Ursprungspunkte der Protoplasmafibrillenstrahlung bilden“.

Heiligenhaus, Anfang Mai 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

Die Fixirungen sind mit dem ersten der von mir versuchten Gemische gemacht, wo nicht mit Sublimat angegeben. Die Färbung ist überall Bordeaux R-Eisen-Hämatoxylin. Zeichnungen mit Oellinse 1,30 Ap.

Fig. 1. Zelle aus der Milz von Salamandra maculosa, drei Centrosomen sichtbar, kräftige Strahlung nach dem Kern, keine Astrosphäre. Vergrösserung (stets direkt gemessen) 1700.

Fig. 2. Desgleichen. Zwei Centrosomen mit sehr deutlicher Strahlung nach allen Seiten theilweise bis zur Zellhaut zu verfolgen. Die Fibrillen sind mit Körnchen und verdickten Parthieen besetzt. Keine Astrosphäre. Der Kern ist nicht ausgezeichnet. Hier und bei Fig. 1 liegt das Mikrocentrum frei im Protoplasma. Vergr. 1700.

Fig. 3. Zelle aus der Leber von Sal. mac. In dem hufeisenförmigen Kern liegt die Centralkörpergruppe als Klumpen sichtbar in einer schwarz gefärbten Astrosphäre, welche am Rande dunkler ist. Die Fibrillen verlaufen wellig, sie sind mit grossen schwarzen Körnchen (Mikrosomen) besetzt. Die Astrosphäre ist etwas vom Kern abgehoben und zarte Fasern verbinden sie mit dem Kern. Sublimat. Vergr. 2400.

Fig. 4. Desgleichen. 2 Centralkörper von einer deutlichen, sich nicht an den Kern schmiegenden Astrosphäre umgeben. Vom Mikrocentrum gehen einige gerade Strahlen bis zur Zellhaut. Die sichtbaren Körner liegen weit ausserhalb der Astrosphäre. Sublimat. Vergr. 2400.

Fig. 5. Desgleichen. Der Kern ist zerschnitten. Frei in der Zelle liegt die Centralkörpergruppe mit einer kugeligen Astrosphäre, an deren Grenze ein Körnchenkranz sichtbar ist. Die Strahlen

sind sehr zart und laufen nach allen Richtungen in das Plasma. Sublimat. Vergr. 1700.

Fig. 6. Desgleichen. Der Kern ist nicht gezeichnet. In einer Bucht desselben liegen zwei Centralkörper mit einem schönen regelmässigen Körnerstratum. Die Körner sind länglich und in ihrer Achse laufen Fibrillen. Die Zeichnung stellt nur die unterste Ebene des Schnittes dar, etwas näher dem Auge liegen im Schnitt die andern Körner, kleinere Kreise bildend. Sublimat. Vergr. 1700.

Fig. 7. Desgleichen. Im Kern ist nur das Chromatin gezeichnet. Frei im Plasma liegen 2 Centrosomen mit einer Astrosphäre. Eine Anzahl Fibrillen mit Körnern ausserhalb der Astrosphäre sichtbar. Sublimat. Vergr. 1700.

Fig. 8. Zelle aus der Leber eines menschlichen Embryos. Zwei gesonderte, scharf gefärbte Centrosomen liegen in einer Astrosphäre. Einige Strahlen laufen als gerade Linien in das Plasma. Vergr. 2400.

Fig. 9. Zelle aus der Leber von Sal. mac. Frei im Plasma liegt die schwarz gefärbte Astrosphäre in der Mitte des Mikrocentrum. Die Astrosphäre ist nach der Peripherie zu allmählich dunkler gefärbt. Schwarz gefärbte Strahlen laufen vereinzelt bis zur Zellhaut. Die Astrosphäre ist ausgezackt, die Grenze scharf Im Kern nur ein Nukleolus gezeichnet. Sublimat. Vergr. 2400.

Fig. 10. Desgleichen. Frei im Plasma liegt eine ausgezackte Astrosphäre, in deren Mitte die Centrosomengruppe. Die Fibrillen lassen sich nach allen Seiten weit in das Protoplasma verfolgen. Die Astrosphäre ist nach ihrer Grenze zu sanft dunkler gefärbt als in der Mitte, in ihrer Struktur sind Unmengen feinster Körnchen namentlich auch an ihrer Grenze bemerkbar. Im Protoplasma ist noch eine Gruppe von Körnchen freiliegend sichtbar, welche einer Centralkörpergruppe ähnlich sieht. Der Kern ist zerschnitten. Vergr. 2400.

Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife.

Von

Dr. **O. vom Rath,**
(Freiburg B.).

Hierzu Tafel VI, VII und VIII.

In der vorliegenden Arbeit sollen meinen früheren Publikationen über die Reductionsfrage theils Ergänzungen, theils neue Beobachtungen hinzugefügt werden. Ergänzungen wurden noth-

wendig, da gewisse Phasen in der Samen- und Eireife, deren prinzipielle Bedeutung sich erst mit dem allmählichen Abklären der Gesammtfrage herausgestellt hat, gegenwärtig eine wesentlich grössere Berücksichtigung verlangen, als zur Zeit, als ich (gegen Ende der achtziger Jahre) meine diesbezüglichen Studien begann, nothwendig schien. Vor Allem sind es die Vorbereitungen zu den beiden letzten, unmittelbar aufeinander folgenden Theilungen der Reifeperiode in der Spermatogenese und Ovogenese, welche ein ganz besonderes Interesse beanspruchen, und hier ist die Hauptfrage die, wie entstehen die bekannten, der ersten Theilung der Reifephase vorausgehenden Vierergruppen, und in welcher Weise werden die vier Einzelstücke jeder Gruppe auf die Tochterzellen vertheilt? Die Diskussion dieser von mir früher Nr. 11a, 11b, 11c schon eingehend besprochenen Frage wird im vorliegenden Aufsatze im Vordergrund stehn, und die Abbildungen auf Taf. VI—VIII beziehen sich fast lediglich auf diesen Zeitabschnitt der Samen- und Eireife. Dass neue empirische Befunde auf diesem zwar schon viel bearbeiteten Gebiete immer noch von der grössten Wichtigkeit sind, braucht kaum erwähnt zu werden, da wir bis zum heutigen Tage noch kein Object kennen gelernt haben, bei welchem sämmtliche Phasen der Samen- und Eireife in gleich günstiger Weise der Beobachtung zugänglich gewesen wären. Auch Ascaris megalocephala ist für die Entscheidung mancher wichtiger Fragen in der Samen- und Eireife völlig ungeeignet.

Der directe Anstoss zu diesem Aufsatze erfolgte durch zwei Publikationen von Rückert über die Reductionsfrage Nr. 12c und 12d, in welchen unter Anderem auch meine hierhergehörigen Arbeiten einer scharfen Kritik unterzogen werden, zumal aber meine Untersuchungen über die Spermatogenese von Gryllotalpa Nr. 11a und 11b. Bevor ich nun meine Diskussion, die ich wieder mit der Samenreife von Gryllotalpa beginne, eröffnen werde, möchte ich zuvor noch einige einleitende Bemerkungen vorausschicken.

Vor Gryllotalpa hatte ich bereits eine grosse Menge anderer Objecte (Crustaceen, Myriapoden, Insecten, Würmer, Mollusken und Vertebraten) auf ihre Samen- und Eibildung untersucht, aber wieder fallen lassen, da in Folge einer zu grossen Zahl von Chromosomen und einer ungenügenden Grösse der Zellen und Kerne keine überzeugenden Resultate zu erwarten waren. Die Samenbildung von Gryllotalpa schien mir dagegen für die Be-

antwortung einiger bestimmter Fragen günstig zu sein, da beispielsweise die Vierergruppen in besonderer Deutlichkeit wahrnehmbar waren. Ich schrieb nun damals meine Resultate nieder, wie ich sie empirisch feststellte, ohne jede Rücksicht auf theoretische Speculationen oder empirische Befunde anderer Autoren. Diese völlige geistige Unabhängigkeit war für die vorliegende Frage von grösster Wichtigkeit. Ich eruirte zunächst, dass die Vierergruppen durch eine nur einmalige Längstheilung und Ausfall einer Quertheilung entstehen, nicht durch doppelte Längsspaltung des Chromatinfadens, wie es nicht nur durchgängig vor mir, sondern auch nach mir von vielen berufenen Autoren behauptet wurde. Diese neue Entstehungsweise der Vierergruppen, die ich zuerst für die Samenbildung von Gryllotalpa und später für die Samen- und Eibildung vieler anderer Objecte festgestellt habe, wurde dann auch von Haecker Nr. 5 bei der Eireife von Copepoden gesehen und schliesslich im vorigen Jahre durch Rückert bestätigt Nr. 12. Dass ich früher dies für die Entscheidung der Reductionsfrage so überaus wichtige Resultat nicht mit besonderem Nachdruck hervorhob, erklärt sich aus meinem damaligen Bestreben, zunächst alle theoretischen Speculationen bei Seite zu lassen, bis erst durch eine Reihe übereinstimmender empirischer Befunde eine wirkliche Basis für weitere Schlussfolgerungen gegeben wäre. Dass aber gerade meine Gryllotalpa-Arbeit für das Verständniss der Ring- und Viererbildung vor den beiden letzten Theilungen von besonderer Wichtigkeit war, wird Niemand in Abrede stellen. Vor mir hatte bekanntlich Henking Nr. 6 bei der Samenbildung von Pyrrhocoris ebenfalls Ringe und Vierergruppen gesehn, aber anders, und wie jetzt allgemein angenommen wird, unrichtig gedeutet. Einige Zeit nach meiner Gryllotalpa-Arbeit erschien dann die Brauer'sche Arbeit über die Eireife von Branchipus Nr. 3a, in welcher auch auf deutliche Vierergruppen, denen aber keine Ringbildung vorangeht, hingewiesen wird, doch sollen die Vierer durch doppelte Längsspaltung des Chromatinfadens entstehn.

Wenn wir nun dazu übergehn, die von Rückert gegen meine Gryllotalpa-Arbeit erhobenen Bedenken kritisch zu prüfen, ist es nothwendig, genau den Wortlaut meiner Angaben, sowie den der Rückert'schen Angriffe miteinander zu vergleichen. Es

wird sich schliesslich herausstellen, um das Resultat gleich vorweg zu nehmen, dass an meiner gesammten Darstellung auch nicht ein Wort geändert zu werden braucht, dass aber, um jeden Zweifel auszuschliessen und jedem Missverständnisse vorzubeugen, einige Abbildungen, welche sich auf die Ring- und Viererbildung beziehen, eingeschoben werden können. Ich habe mich daher entschlossen noch einmal die grosse Zahl meiner Präparate durchzusehn, um die betreffenden Stadien, die in den Abbildungen einzufügen sind, auszulesen, was mir viel Zeit und Mühe verursachte, da gerade diese Uebergangsstadien, vermuthlich wegen ihrer kurzen Dauer, nur auf wenigen Präparaten gesehen werden, und die gesammte Untersuchung überhaupt nur mit den besten Oelimmersionen angestellt werden kann. Auf neu hergestellten Präparaten habe ich nichts wesentlich Neues finden können, was ich allerdings auch nicht erwarten durfte, da ich früher mein Object mit der denkbar grössten Sorgfalt bearbeitet hatte. In Betreff der Conservirung verweise ich auf meine älteren Angaben (N. 11b).

Wie in meinen früheren Arbeiten, will ich auch in dieser, im Wesentlichen die Hertwig'sche Terminologie beibehalten. Ich unterscheide demnach in der Samen- und Eibildung folgende Perioden: Aus den Theilungen der Urgenitalzellen gehen durch Mitosen indifferente Keimzellen hervor, von welchen bei der geschlechtlichen Differenzirung die Ursamen- und Ureizellen ihren Ursprung nehmen. Letztere vermehren sich durch mitotische Theilungen durch mehrere Generationen hindurch, und diese Periode nenne ich die Vermehrungsperiode (Periode I). Es folgt hierauf eine Wachsthums- und Ruheperiode, während welcher die Sexualzellen als Samenmutter- und Eimutterzellen bezeichnet werden. In dieser Periode II kommen mancherlei Variationen bei verschiedenen Thiergruppen vor, und es kann ein eigentliches Ruhestadium mehr oder weniger vollständig in Wegfall kommen, wie wir nachher noch näher besprechen werden. In der Periode III oder Reifungsperiode theilen sich die Samenmutter- und Eimutterzellen zweimal hinter einander, ohne dass zwischen diese Theilungen ein Ruhestadium des Kernes eingeschaltet wäre. Durch diese beiden letzten Theilungen entstehen zuerst Samen- und Eitochterzellen, und dann Samen- und Eienkelzellen. Die Samenenkelzellen (Spermatiden = unreife Samenzellen) machen noch

eine mehr oder weniger komplicirte Umwandlung durch und heissen dann Spermatozoen (Spermatosomen = reife Samenzellen). Diese Periode IV, welche nur in der Spermatogenese vorkommt, bezeichne ich als die Umwandlungsperiode.

Wenn für den vorliegenden Zweck eigentlich nur die Wachsthums- und Reifeperiode in Betracht kommt, so will ich doch aus später zu ersehenden Gründen auch meine Angaben über die Periode I, welche die Theilungen der Ursamenzellen betrifft, wiederholen, dagegen kann die letzte Phase, die Periode der Umwandlung der unreifen Samenzellen oder Spermatiden zu reifen Samenzellen oder Spermatozoen, hier gänzlich ausser Acht bleiben, und bitte ich die diesbezüglichen Angaben in meiner älteren Arbeit nachlesen zu wollen. Nr. 11b.

A. Spezieller Theil.

I. Die Periode der Theilungen der Ursamenzellen (Spermatogonien) von Gryllotalpa vulgaris.

Die ersten jungen Gryllotalpa-Männchen erbeutete ich anfangs Mai und ich fand in den Hoden derselben eine überaus rege Theilung der Ursamenzellen vor. Die Hoden waren zu dieser Jahreszeit noch sehr klein und es hatten die einzelnen Follikel bei weitem nicht die Hälfte ihrer späteren Grösse erreicht. In jedem Follikel sah ich mehrere Generationen von Ursamenzellen gleichzeitig in den verschiedenen Phasen der Caryomitose, die bei sämmtlichen Generationen in gleicher Weise zu verlaufen schien und keine Abweichung von dem gewohnten Schema der Mitose der Somazellen erkennen liess. In den Fig. 1—9 habe ich die verschiedenen Theilungsstadien der Reihe nach darzustellen versucht; die Abbildungen selbst bedürfen kaum einer weiteren Erklärung. Fig. 1 stellt eine Ursamenzelle im Ruhestadium dar; der bläschenförmige Kern lässt eine deutliche Membran erkennen und das gesammte Chromatin ist in Form eines feinmaschigen Netzwerkes vertheilt; meist fallen zwei intensiv tingirte Nucleolen auf, die bei den Vorbereitungen der Theilungen sehr lange persistiren und sich erst im letzten Knäuelstadium allmählich der Beobachtung entziehn. Der Beginn einer Theilung wird dadurch kenntlich, dass zuerst das feine Maschenwerk grober wird (Fig. 2), und sich dann das Chromatin von der Kernmembran

zurückzieht und nach einer Seite hin in Form eines unregelmässig gestalteten Klumpens zusammenballt Fig. 3. (Man vergleiche die ähnlichen Vorgänge, welche Hermann (Nr. 6) beim Salamander beschrieben hat.) Der Klumpen besteht aus fein gekörnelten Chromatinfäden und einzelne derselben treten aus dem Klumpen hervor und durchsetzen hier und dort den scheinbar leeren Kernraum.

Das gesammte Chromatin ordnet sich jetzt in Form eines einzelnen dünnen, vielfach verschlungenen Fadens an, der selbst aus Linin besteht und an welchem die kleinen Chromatinkügelchen perlschnurartig aneinander gereiht sind (Knäuelstadium). Dieser Faden, welcher den gesammten Kern in vielen Windungen und Krümmungen durchsetzt, wird allmählich dicker, indem die Chromatinkügelchen (Mikrochromosomen) offenbar durch die Contractionen des Linins mehr und mehr mit einander verkleben, wodurch der Faden ein höckeriges Aussehen gewinnt (Fig. 4). Bei gut conservirten Präparaten kann man um diese Zeit bei Anwendung starker Vergrösserungen deutlich eine bereits vollzogene Längsspaltung des Fadens erkennen; die so entstandenen Schwesterfäden trennen sich aber nicht von einander, vielmehr sind dieselben an vielen Stellen noch miteinander verklebt (Fig. 4a u. 4b). Der Doppelfaden zerfällt nun seinerseits durch Quertheilungen in 12 gleich grosse Segmente, bei denen gleichfalls die Schwesterfäden mit einander vereinigt bleiben. Für dieses Stadium sind Zupfpräparate von grosser Wichtigkeit, da man auf diesen die Zahl 12 mit Sicherheit feststellen kann, während auf Schnitten manchmal durch Anschneiden der Segmente eine grössere Zahl zur Anschauung kommt. In Figur 4a habe ich eine Abbildung eines Kernes mit quergetheiltem Faden nach einem Schnitt und in Figur 4b nach einem Zupfpräparat gegeben. Die einzelnen Segmente verkürzen sich jetzt mehr und mehr und stellen sich schliesslich als 12 runde Chromosomen in der Aequatorialebene auf. Ich habe mich vergeblich bemüht an einem solchen Chromosom eine Andeutung davon zu erkennen, dass es eigentlich aus zwei Hälften besteht, die dann auf der Höhe des Aequators endgültig von einander getrennt werden. Durch die schon im Knäuelstadium durch Verdoppelung des Chromatinfadens vorbereitete und jetzt zum Vollzug kommende Längsspaltung werden nun die 12 Chromosomen getheilt und nach jedem Pol der Spindel wieder 12 Chromosomen (aber von der

halben Grösse) angezogen. Bei Conservirung mit Pikrinessig-osmiumsäure sind an der Spindel bei der Seitenansicht die Centrosomen und eine Strahlung um dieselben deutlich zu erkennen (Fig. 5). Da die Spindelfiguren vom Pol aus gesehen und auch von der Seite aus betrachtet (Fig. 5 u. 6) sehr häufig sind, gelang es mir nicht selten, die Zahl 12 für die Chromosomen aller Generationen der Ursamenzellen als typisch festzustellen, von welchen bei der Seitenansicht der Spindel meist fünf bis sieben zu erkennen sind (vergl. Fig. 5). Werfen wir nun noch einen Blick auf die Fig. 4a u. 4b zurück, so erkennen wir bereits früh im Knäuelstadium zwei auseinanderweichende winzige Centrosomen; ich muss hier aber bemerken, dass ich letztere nur bei Anwendung bestimmter Conservirungs- und Färbungsmethoden in ganz seltenen Fällen nach längerem Suchen mit den stärksten Vergrösserungen auffinden konnte, ich möchte daher über ihr erstes Auftreten nichts Sicheres behaupten; in ruhenden Zellen mit bläschenförmigen Kernen habe ich bei Gryllotalpa nie eine Spur eines Centrosomas oder einer Attractionssphäre erkennen können. Wenn nun auch, wie ich vorhin betonte, die Caryomitose sämmtlicher Generationen der Ursamenzellen in gleicher Weise zu verlaufen scheint, so fallen doch Bilder auf (Fig. 8c), bei welchen von den 12 Chromosomen stets zwei und zwei einander genähert sind, ohne aber durch eine chromatische Brücke verbunden zu sein. Wie diese paarweise Gruppirung zu Stande kommt, war mir nicht möglich zu eruiren.

In meiner Arbeit über die Spermatogenese von Salamandra N. 11c betonte ich dann, dass durchgängig in den Arbeiten über die Reductionsfrage sowohl bei der Spermatogenese als bei der Ovogenese die Zahlenverhältnisse der Chromosomen und die Kerntheilungsvorgänge sowohl bei den Ursamen- als Ureizellen ungenügend bekannt gegeben wurden, was in erster Linie an der Kleinheit dieser Zellen liegt. Gerade meine wichtigen Resultate bei den Ursamenzellen von Salamandra maculosa bestimmten mich meine älteren Präparate über die Kerntheilungen der Ursamenzellen von Gryllotalpa noch einmal durchzusehn. Ich sprach mich hierüber wie folgt aus:

Bei Gryllotalpa habe ich die Theilungen der Ursamenzellen als gewöhnliche Mitosen bezeichnet, aber gleichzeitig auf zwei Punkte aufmerksam gemacht, welche nicht in das Schema der

gewöhnlichen Mitose passen. In Fig. 3 habe ich ein Knäuelstadium abgebildet, welches den Gedanken an eine heterotype oder homöotype Theilung nahe legt; ich habe dieses Stadium mit ähnlichen Vorgängen, die Hermann beim Hoden des Salamanders beschrieben hat, verglichen, l. c. p. 107. Ferner habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass von den 12 Chromosomen, welche man in den Dyastern zählt, vielfach zwei und zwei einander auffällig genähert sind; eine Erklärung für diese paarweise Gruppirung konnte ich nicht geben. Eine erneuerte Durchsicht meiner diesbezüglichen Präparate liess mich zwar nicht mehr erkennen wie früher, die Bilder sind leider überaus klein, und man ist obendrein auf Kombiniren angewiesen, ich glaube aber jetzt, dass mindestens die letzte Theilung dieser Ursamenzellen nach einem Modus der Mitose mit doppelwerthigen Chromosomen verläuft; welches Schema es ist, konnte nicht entschieden werden, da wir es mit Kugelchromosomen und nicht mit Schleifen zu thun haben. Auf Grund eines grossen vergleichenden Materials halte ich es jetzt für sicher, dass bei den Theilungen der Urei- und Ursamenzellen zum mindesten die letzte vom Schema der Somamitose abweicht. Was daher die von mir l. c. p. 117 und 118 gegebenen Zahlenverhältnisse anbetrifft, so muss bemerkt werden, dass die angeführten Zahlen bei den Theilungen der Ursamenzellen keineswegs auf sämmtliche Theilungen der Ursamenzellen Geltung zu haben brauchen, vielmehr in erster Linie sich auf die Tochterkerne der letzten Theilung beziehen. Wenn bereits bei den ersten Theilungen der Ursamenzellen oder gar noch früher Mitosen mit doppelwerthigen Chromosomen vorkommen, so kann die Chromosomenzahl scheinbar nur die Hälfte betragen, wie das Beispiel von Salamandra lehrt. Die für die Species typische Zahl der Chromosomen wird am besten bei den Somazellen z. B. in den Mitosen des Darmes festgestellt, falls die Grösse der Theilungsfiguren ein Zählen ermöglicht. Auch schon bei der Furchung und Blastodermbildung können die Mitosen in verschiedener Weise erfolgen, so dass diejenigen, welche nach dem doppelwerthigen Schema verlaufen, nur die Hälfte der typischen Zahl der Chromosomen erkennen lassen und daher eine Reduction vortäuschen. Wir sehen so, mit welcher grossen Vorsicht man beim Feststellen der Zahlenverhältnisse der Chromosomen zuwege gehen muss. Es wäre von grossem Werthe, wenn

man die Mikrochromosomen, welche jedes Einzelchromosom zusammensetzen, zählen könnte.

II. Die Periode der Reifung und der beiden letzten Theilungen[1]).

Die Vorbereitungen zu einer neuen Theilung werden dadurch kenntlich, dass plötzlich und fast gleichzeitig sämmtliche ruhenden Zellkerne im gesammten Hoden in das Knäuelstadium eintreten, während nur einige wenige Zellen am blinden Ende der Follikel im Ruhezustand verharren und welche aus Analogiegründen als Regenerationszellen gedeutet werden können. Die verschiedenen Prophasen der Theilung habe ich in den Fig. 10—15 dargestellt. Bereits im Stadium des feinen Knäuels Fig. 12 konnte ich bei Pikrinessigosmiumsäure-Behandlung die Längsspaltung des Fadens erkennen, es fehlte aber, wie ich auf Zupfpräparaten feststellen konnte, jede Andeutung der bald nachher erfolgenden Quertheilungen, die im Stadium des groben Knäuels (Fig. 13) unverkennbar sind. Ein Nucleolus ist bis in dies Stadium (Fig. 11) deutlich wahrnehmbar geblieben, während ein zweiter (Fig. 12) völlig unsichtbar geworden ist. Soviel steht fest, dass die Nucleoli an dem Aufbau des chromatischen Fadens keinen directen Antheil nehmen. Wie bei den Theilungen der Ursamenzellen habe ich zwei winzige auseinanderweichende Centrosomen in seltenen Fällen bereits zur Zeit des feinen Knäuels erkennen können (Fig. 12). Auch bei den Theilungen der Tochterzellen möchte ich mich bei der Kleinheit des Objectes in Betreff des ersten Auftretens der Centrosomen sowie über die Bildung der Spindel jeglichen Urtheils enthalten und nur erwähnen, dass mir hin und wieder Bilder zur Anschauung kamen, die für eine Entstehung der Spindel innerhalb des Zellplasma zu sprechen schienen (Fig. 12) und eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den diesbezüglichen Abbildungen Hermann's (Nr. 6) beim Salamander verriethen. Während aber früher bei den Ursamenzellen durch Quertheilungen des Doppelfadens stets 12 Segmente hervorgingen (Fig. 13b), wird der Doppelfaden jetzt nur an 6 Stellen der Quere nach durchgeschnürt; es kann folglich jeder der jetzt entstandenen Abschnitte zwei Segmenten homolog gesetzt werden. Die Fadenabschnitte verkürzen sich nun und die Schwesterfäden jedes

1) Die Zahlenangaben der Abbildungen beziehen sich auf meine alte Gryllotalpa-Arbeit (Nr. 11 b).

Doppelsegmentes verlöthen an ihren freien Enden miteinander (Fig. 13d), und so entstehen im Kerne 6 Chromatinringe, von denen jeder 4 Fadenstücken oder 4 Chromosomen homolog ist. Diese 6 Ringe jedes Kernes liegen der Kernperipherie dicht an, so dass man nur durch Heben und Senken des Tubus die Sechszahl feststellen kann; meist verdecken ein oberer und ein unterer Ring einander, so dass scheinbar nur 5 Ringe vorhanden sind. Dies Stadium (Fig. 13d), welches, wie wir nachher noch sehn werden, von grosser Wichtigkeit ist, hat nur kurze Dauer und kommt relativ selten zur Anschauung. Viel häufiger sieht man das nächstfolgende Stadium, in welchem sich aus jedem Ring 4 sternchenförmige, durch Linin mit einander verbundene Chromosomen herausdifferencirt haben (Fig. 14 u. 15). Wir sehen so 6 Gruppen von je 4 Chromosomen oder 24 Einzelchromosomen. Es sind aber nun nicht nur je vier Chromosomen miteinander durch Linin verbunden, vielmehr sieht man auch feine Lininfäden von gekörneltem Aussehn zwischen den Chromosomen verschiedener Gruppen verlaufen, so dass sämmtliche 24 Chromosomen in einem gewissen Zusammenhang stehen, und späterhin durch die Contractionen des Linins von der Kernperipherie in das Kerninnere zusammengezogen werden. Da nun die 4 Chromosomen jeder Gruppe keineswegs in einer Ebene liegen, sind von einigen Gruppen oft nur zwei Chromosomen sichtbar, da die zwei anderen durch sie verdeckt werden (Fig. 15). Sowohl für das Ringstadium als für dieses Gruppenstadium sind Zupfpräparate von grossem Werthe. In Fig. 14 habe ich das Gruppenstadium etwas schematisirt nach einem Zupfpräparat und in Fig. 15 nach einem dickeren Schnitt in natürlichen Lageverhältnissen abgebildet. Mit grösster Aufmerksamkeit habe ich die Verbindungsfäden zwischen je 4 Chromosomen studirt, aber niemals eine Spur von chromatischer Substanz wahrgenommen, so dass die 4 Chromosomen jeder Gruppe als Einzelchromosomen und nicht die Gruppen selbst als Einheiten aufgefasst werden müssen. Welche Bedeutung diese Frage hat, werden wir weiter unten noch besprechen.

Die Zahl der Chromosomen ist folglich vor der ersten Theilung der Reifeperiode, aber nach der Ruheperiode (Periode II) von 12 auf 24 verdoppelt. Eine nähere Betrachtung einer solchen Gruppe (Fig. 14 u. 15) zeigt, dass die 4 Chromosomen in Form eines Vierecks (an den Ecken eines Quadrates) angeordnet sind;

wie wir gleich noch näher ausführen werden, wird bei der ersten Theilung das Viereck durch eine dem einen Paar der Seitenwände parallele Theilungslinie getheilt und bei der zweiten Theilung ist die Theilungslinie senkrecht auf der ersten, geht also dem anderen Paar der Wände des ursprünglichen Vierecks parallel. *Durch die beiden Theilungen entstehen so aus jeder der 6 Gruppen von 4 Chromosomen 4 Spermatozoen, deren jedes 6 Chromosomen und zwar je 1 Chromosom aus jeder Gruppe erhält.*

Der Verlauf der beiden Theilungen ist folgender: Anstatt, dass sich die 24 Chromosomen sämmtlich in der Aequatorialebene der Spindel aufstellen, ordnen sich die 24 Chromosomen (die jetzt völlig rund erscheinen) in 2 parallelen Kränzen von je 12 Chromosomen an, sie stellen sich „zweireihig" auf (Fig. 16 u. 19) und es wandern jetzt nach jedem Pol 12 ungetheilte Chromosomen, somit erhält jede Tochterzelle 12 Chromosomen, von denen auch wieder zwei und zwei einander genähert sind, ohne aber durch Chromatin miteinander verbunden zu sein (Fig. 17). Es stellen sich also bei der Spindelbildung jeweils die im Viereck angeordneten Chromosomen so in der Aequatorialebene auf, dass diese durch die Hälfte des Vierecks geht und dasselbe einer Seite parallel in zwei Hälften theilt. Hiermit ist die *erste* Reductionstheilung vollzogen und die typische Zahl 12 (die auf 24 verdoppelt war) wieder hergestellt. Bei der gleich auf die erste Theilung mit Ueberspringen des bläschenförmigen Ruhezustandes des Kernes erfolgenden zweiten Theilung (Fig. 22—25), die wie gewöhnlich senkrecht auf die erste stattfindet, werden auch jeweils die 2 zu einander gehörenden Chromosomen (Paarlinge) getrennt und jede der vier Enkelzellen (Fig. 25) hat jetzt 6 Chromosomen, womit die *zweite* Reductionstheilung vollzogen ist.

Bei diesen Vorgängen ist vor allem dies festzustellen, *dass beim Beginn der vorletzten Theilung die Zahl der Chromosomen das Doppelte der typischen Zahl beträgt, dass dann bei der vorletzten Theilung die verdoppelte Zahl auf die gewöhnliche Zahl reducirt und bei der letzten Theilung die gewöhnliche Zahl auf die Hälfte herabgesetzt wird.*

Betrachten wir nun einmal die beiden letzten Theilungen (Reductionstheilungen) vom rein histologischen Standpunkte aus,

so fallen sofort mehrere erhebliche Abweichungen von dem gewohnten Schema der Caryomitose auf, wie sie sonst im Thierreich nur noch bei der Bildung der Richtungskörper beschrieben sind. Erstens: Zwischen den beiden sofort aufeinander erfolgenden Theilungen gehn die beiden Tochterzellen nicht wie gewöhnlich ein Ruhestadium ein, womit zusammenhängt, dass die zweite Theilung ohne die gewohnten Vorbereitungen (Knäuelbildung und Fadenspaltung) stattfindet; zweitens ist zu beachten, dass bei beiden Theilungen auf der Höhe des Aequators keine Durchschnürung der einzelnen Chromosomen stattfindet, vielmehr werden zweimal hintereinander die nur durch Linin miteinander verbundenen Chromosomen (Paarlinge) definitiv von einander getrennt. Bei der Beurtheilung dieser eigenthümlichen Kerntheilungen wird man zunächst daran denken, dass die Theilungen der Chromosomen, welche sonst in der Aequatorialebene stattfinden (aber stets durch die Längsspaltung des Chromatinsfadens im Knäuelstadium vorbereitet sind), bereits vorzeitig stattgefunden haben; es kann folglich die eine der beiden Trennungen der Chromosomen auf diese vorzeitige Spaltung des Chromatinfadens zurückgeführt werden, ob dies nun aber die erste oder die zweite Theilung ist, kann nach den Präparaten nicht mit Sicherheit entschieden werden, ich möchte eher an die zweite Theilung denken.

Gegen diese Beschreibung der Reductionsvorgänge bei Gryllotalpa erhebt R ü c k e r t folgende Bedenken: Ist nun der Beweis geliefert, dass die Reifung bei Gryllotalpa wirklich in dieser Weise vor sich geht? Ich glaube nein. Denn weder die Entstehung der Ringe, noch ihre Differenzirung zu Vierkugeln ist in überzeugender Weise dargelegt. Was den ersten Punkt anlangt, so sind in Fig. 13b die sechs Chromatinstäbe zu sehn, welche eine Längsspaltung insofern erkennen lassen, als ihre Chromatinkörner zweireihig angeordnet sind, die Spalthälften sind aber noch in ihrer ganzen Länge untereinander verbunden. Der Text springt gleich zu Fig. 13d über, in welcher an Stelle der sechs Stäbe ebensoviele, schon fertige Ringe vorhanden sind. Wie entstehen diese? So frage ich mit B o v e r i. Aus den Abbildungen ist nicht zu entnehmen, dass sie wirklich durch Endverklebung der Spalthälften sich bilden. Im Gegentheil, die in der Beschreibung übrigens nicht berücksichtigte Fig. 13c ist geeignet, eine ganz andere Vorstellung über die Entstehung der

Ringe bei dem Leser zu erwecken. Hier sind die Stäbe hufeisenförmig gekrümmt und es wird wohl jeder Unbefangene diese Hufeisen als Zwischenstufe zwischen den geraden Stäben der Fig. b und den Ringen der Fig. d ansehn, d. h. annehmen, dass die Ringe durch völligen Schluss der Hufeisenfiguren sich bilden. Dann würde also aus jedem Stab unter Biegung und unter Verlöthung seiner freien Enden ein Ring hervorgegangen sein, mit dessen Entstehung die Längsspaltung gar nichts zu thun hätte. Eine solche Bildungsweise der Ringe würde, wenn das Weitere so verläuft, wie es vom Rath annimmt, eine Reduction im Sinne Ishikawas zur Folge haben, d. h. es würden bei den Reifungstheilungen Elemente von einander geschieden werden, die ausschliesslich durch Quertheilung des Fadens entstanden sind. Dass vom Rath dies in Wirklichkeit nicht annimmt, geht ja ganz klar aus der Beschreibung (nicht aus der Figurenerklärung) hervor, aber es wird doch wohl niemand behaupten, dass die durch vom Rath vorgeführten Stadien, die von ihm postulirte Entstehung der Ringe wahrscheinlich zu machen oder gar zu beweisen im Stande seien. Wie steht es nun mit der Umwandlung der Ringe in Vierergruppen? In Fig. 13d der citirten Arbeit finden sich noch vollständig intakte Ringe, die sich nicht als eine Gruppe von vier sternchenförmigen Chromosomen erweisen, wie in der vorläufigen Mittheilung gesagt wird; auch im Text, der ausführlichen Arbeit ist ein solcher Bau nicht mehr erwähnt; es heisst hier nur, dass das Stadium relativ selten zur Anschauung kommt und dass im nächsten Stadium sich aus jedem Ringe „vier sternchenförmige Chromosomen herausdifferenzirt haben". Auf welche Weise dies geschieht, wird nicht gesagt und ist auch aus den Abbildungen nicht zu ersehen, denn die folgenden Figuren 14 und 15 zeigen gleich die fertigen Viererkugeln, deren Einzelstücke schon weit von einander entfernt sind. Es ist aber klar, dass hier ganz verschiedene Möglichkeiten der Differenzirungen gegeben sind. Es kann der Ring durch Querspaltung in vier Stäbe zerfallen, was der Anschauung vom Rath's entsprechen würde, er könnte aber auch eben so gut durch Quertrennung in nur zwei Stäbe zerlegt werden, die eine nochmalige Längstheilung erleiden und sich verkürzen, was mit der Entstehung der Vierergruppen bei Ascaris sich in Einklang setzen liesse. Es hat also vom Rath auch dafür den Beweis nicht erbracht, dass

die Vierergruppen in der von ihm gewünschten Weise aus den Ringen hervorgehn. Ein solcher Nachweis wäre aber gerade jetzt noch nothwendiger als zu der Zeit, in welcher seine Arbeit erschien, nachdem inzwischen Brauer für Ascaris eine entgegengesetzte Ansicht in plausibler Weise demonstrirt hat." An einer anderen Stelle pag. 339 spricht sich Rückert dahin aus, dass er meine bei Gryllotalpa vertretene Auffassung zwar für richtig halte, dass ich aber den Beweis für die Richtigkeit meiner Ansicht schuldig geblieben wäre. „Ich bin hier nicht in der Lage (sagt Rückert) dem thatsächlichen Befund widersprechen zu müssen, schon deshalb nicht, weil es sich hier um ein anderes Object handelt, als um das meine. Im Gegentheil, da meine eigenen Beobachtungen an den ringbildenden Copepoden Diaptomus und Heterocope in wesentlichen Punkten mit der Auffassung übereinstimmen, die vom Rath bei der Spermatogenese der Maulwurfsgrille gewonnen, so zweifle ich nicht, dass die thatsächlichen Verhältnisse in der Hauptsache so liegen werden, wie er sie auffasst."

Auf die Rückert'sche Kritik meiner Gryllotalpa-Arbeit habe ich folgendes zu erwiedern.

Zunächst habe ich nicht wie Rückert bei der Eireife der Copepoden nur eine bestimmte Phase, welche sich auf die Entstehung der Vierergruppen bezieht, untersucht, vielmehr die gesammte Spermatogenese der Maulwurfsgrille; ich habe demgemäss für alle Perioden der Samenbildung Abbildungen gegeben und keine Phase besonders bevorzugt. Die Zahlenverhältnisse der Chromosomen wurden ebenfalls für alle Perioden festgestellt. Dass ich nun nicht alle im Texte beschriebenen empirischen Befunde abgebildet habe, kann Niemanden wundern; ich hätte an Stelle einer Tafel, deren eine grosse Zahl bringen müssen. Ich gebe zu, dass die für die Entstehung der Ringe und Vierergruppen gegebenen Abbildungen allein den im Texte beschriebenen Entstehungsmodus nicht in unzweideutiger Weise beweisen, ich frage aber: wozu ist denn eigentlich der Text da? Wenn nun Rückert behauptet, dass ich die Entstehung der Ringe und Vierergruppen gar nicht einmal wahrscheinlich gemacht hätte, so muss ich dem doch gleich gegenüber halten, dass dieser Autor bei seinen Studien über die Eireife der Copepoden, die Ringe und Vierer in derselben Weise in Wort und Bild enstehen lässt wie ich es für Gryllo-

talpa, Salamandra, Rana sowie für die Eireife mariner Copepoden früher beschrieben habe. Wenn ferner Rückert meint, dass jeder „Unbefangene“ eine andere Entstehung der Ringe als ich „postulirte“ und eine andere Entstehung der Vierer als ich „gewünscht“ herauslesen würde, so muss ich wiederholen, dass ich bei der Anfertigung meiner Arbeit gar nichts postulirt oder gewünscht, vielmehr einfach meine empirischen Beobachtungen niedergeschrieben habe. Ich muss die ausdrücklich beschriebenen Phasen doch wohl wirklich gesehen haben, sonst hätte ich die Entstehung der Ringe und Vierergruppen schwerlich in einer völlig neuen, von der alten Annahme direct abweichenden Weise, darstellen können, die sich obendrein als völlig richtig herausgestellt hat. In der vorliegenden Arbeit habe ich nun meinen früheren Abbildungen einige neue eingefügt und ich denke, dass damit jetzt auch jeder Unbefangene zufrieden gestellt sein und keine andere Deutungen mehr versuchen wird. Hätte ich übrigens meiner früheren Arbeit gar keine Abbildungen beigegeben, so hätte Rückert einfach erklären müssen, dass seine eigenen Befunde in allen wesentlichen Punkten mit meinen Angaben im besten Einklang stehen; der einzige Vorwurf, der mir etwa gemacht werden kann, ist der, für die Phase der Ring- und Viererbildung nicht die genügende Zahl von Abbildungen gegeben zu haben.

Gehen wir jetzt zu einer speciellen Beschreibung der Entstehung der Ringe und Vierergruppen über:

Den Abbildungen, welche ich des besseren Verständnisses halber aus meiner früheren Arbeit entnommen habe, ist ausser der neuen Nummer die alte in Klammern beigefügt.

In Fig. 1 (Fig. 9) sehn wir die letzte Generation der Ursamenzellen im bläschenförmigen Ruhezustand des Kernes. Wenn nun wirklich bereits im Dyaster oder Dispirem der letzten Theilung der Ursamenzellen eine Verdopplung der Chromosomen durch vorzeitige Längsspaltung des Chromatinfadens stattgefunden haben sollte, wie ich es für Salamandra beschrieb, aber auf meinen Gryllotalpa-Präparaten niemals erkennen konnte, so ist auf jeden Fall diese Verdopplung in dem Ruhestadium des Kernes völlig unkenntlich geworden. Erst in den Prophasen der nächstfolgenden Mitose (1 Reifungstheilung) ist eine Längsspaltung des Fadens wahrnehmbar Fig. 4 (Fig. 12). Schon in einem frühen Knäuelstadium, in welchem von einer Längsspaltung

noch jede Andeutung fehlte, sah ich dagegen neben dem Kern zwei winzige, dunkel tingirte Centrosomen Fig. 3 (Fig. 11). Dieser Befund beweist schon allein, dass zwischen den Centrosomen und Nucleolen kein genetisches Verhältniss besteht wie es bei anderen Objecten von verschiedenen Autoren angenommen wurde, da in diesem Stadium beide Nucleolen noch deutlich sichtbar sind und erst wesentlich später sich der Beobachtung entziehn. Es erfolgt nun eine Quertheilung des längsgespaltenen Chromatinfadens in 6 längsgespaltene Segmente, während bei den übrigen Mitosen dieses Thieres, vielleicht mit Ausnahme der letzten Theilung der Ursamenzellen, stets eine Quertheilung in 12 längsgespaltene Segmente zu bemerken ist. Da nun ein Ausstossen oder eine Atrophie von Chromatin in einer nachweisbaren Weise nicht stattgefunden hat und jedes der 6 Segmente durch besondere Länge und stärkeres Volumen auffiel, sprach ich die Ansicht aus, dass in Wirklichkeit jedes der 6 Segmente aus 2 Segmenten der gewöhnlichen Mitose bestehe, indem eine Querspaltung zwischen je 2 Segmenten ausfiel und durch die Vereinigung von je 2 solcher hintereinander gelegenen Segmente Doppelsegmente hervorgegangen seien. Auf das Vorkommen von solchen „doppelwerthigen Segmenten“ werden wir nachher noch zu sprechen kommen. Wenn ich nun auch für dies Stadium der Samenreife von Gryllotalpa keineswegs den directen Beweis der Doppelwerthigkeit der Segmente beibringen konnte, so habe ich doch die „scheinbare“ Zahlenreduction der Chromosomen in einer plausiblen Weise erklärt. Bei der Samenreife von Salamandra maculosa habe ich später den directen Beweis der Doppelwerthigkeit der Segmente der Mitosen der Ursamenzellen liefern können, indem ich nachwies, dass bei der vierten Generation der Ursamenzellen, welche erst durch meine Untersuchungen bekannt wurde, die Doppelsegmente sich in Einzelsegmente auflösen; ähnliche Verhältnisse wurden bei anderen Objecten mittlerweile durch andere Autoren beschrieben.

Bei dem Stadium der Quertheilung des Doppelfadens in 6 längsgespaltene Segmente beginnen nun die Rückert'schen Einwände. Es heisst da zunächst: „In Fig. 13b sind die sechs Chromatinstäbe zu sehn, welche eine Längstheilung insofern erkennen lassen, als ihre Chromatinkörner zweireihig angeordnet sind, die Spalthälften sind aber noch in ihrer ganzen Länge

untereinander verbunden." Die Längsspaltung tritt in der Fig. 13b allerdings nicht besonders deutlich in Erscheinung, da der Lithograph einen zu starken Schatten zwischen die Spalthälften gelegt hatte. Da nun aber die Längsspaltung im vorhergehenden Stadium schon vor den Quertheilungen sehr deutlich Fig. 4 (Fig. 12) zu sehn ist, kann an der Existenz der Längsspaltung gar kein Zweifel sein. Ich erinnere beiläufig daran, dass längsgespaltene Segmente häufig wieder nachträglich mit einander verbacken, woran theils die Conservirung, theils nicht näher zu erkennende andere Gründe die Ursache sind; auf solche nachträgliche Verbackungen hat beispielsweise Flemming mehrfach aufmerksam gemacht. Wenn nun Rückert die Längsspaltung in diesem Stadium (Fig. 13b) nicht zugeben will, müsste er zugestehn, dass Chromatinkörner nicht immer einreihig im Knäuel angeordnet sind, sondern auch zweireihig nebeneinander stehen können. Dies Zugeständniss wäre aber für Rückert verhängnissvoll, indem er sich an einer anderen Stelle sehr scharf darüber äussert, dass Weismann die Möglichkeit ausgesprochen hat, dass gelegentlich die Ide zweireihig angeordnet sein können. Die Weismann'schen Ide sind aber nichts anderes als die Unterabtheilungen eines Chromosoms (= Idanten), und Ide und Mikrochromosomen decken sich im Wesentlichen.

Ein zweiter Einwand Rückert's ist folgender: „Wie entstehn die 6 geschlossenen Ringe der Fig. 7 (Fig. 13d) aus den 6 längsgespaltenen Segmenten?" (Rückert nennt meine Segmente Stäbchen, was mir nicht recht passend zu sein scheint, da es sich um bogenförmige oder hufeisenförmig gekrümmte, durch Quertheilung entstandene Abtheilungen (Segmente) des ursprünglichen Knäuels handelt). Rückert betont nun ausdrücklich, dass die Figur 13c geeignet sei, bei jedem Unbefangenen die Ansicht hervorzurufen, dass die hufeisenförmig gekrümmten Stäbchen sich völlig schliessen und so die Ringe entstehn. „Dann würde, sagt dieser Autor, aus jedem Stab unter Biegung und unter Verlöthung seiner freien Enden ein Ring hervorgegangen sein, mit dessen Entstehung die Längsspaltung gar nichts zu thun hätte." Auf den ersten Blick hat dieser Einwand etwas bestechendes, bei näherem Zusehn erweist er sich aber als völlig haltlos. Meine alte Figur 13a kann ganz wegfallen, da sie nach einem Schnitt gezeichnet wurde, auf welchem begreiflicher Weise

weder die Zahl der Segmente noch deren wirkliche Länge zur Anschauung kommen konnte, da die Segmente angeschnitten wurden. Die übrigen Figuren der Abbildung 13 sind aber, wie bereits früher erwähnt wurde, nach Zupfpräparaten gezeichnet und stellen ganze Zellen dar. Ich habe die drei Figuren 13b, c u. d mit geringfügigen Veränderungen copirt und eine neue Figur 5b, welche unmittelbar neben solchen Bildern gesehen wurde, hinzugefügt. Die Aufeinanderfolge der Abbildungen konnte nun weder früher noch heute mit Sicherheit angegeben werden, da man hier leider auf Combiniren angewiesen ist und obendrein diese Stadien nur selten und auf Zupfpräparaten sogar nur sehr selten zur Anschauung kommen. Gehn wir nun von den fertigen 6 Ringen der Fig. 7 (Fig. 13d) aus, so könnte man ohne Kenntnissnahme meines Textes allerdings zwei Möglichkeiten für die muthmassliche Entstehung derselben anführen. Rückert meint, jeder Unbefangene würde 13c auf 13b folgen lassen und durch völligen Schluss der Hufeisen die Ringe herleiten. Wenn aber dieser Entstehungsmodus der Ringe wirklich der richtige wäre, würde jeder Ring in Wirklichkeit ein Doppelring sein, da ja die hufeisenförmig gebogenen Segmente bereits längsgespalten sind. Derartige Doppelringe sind nun aber bis jetzt niemals beobachtet worden, und ihr Vorkommen ist schon deshalb sehr unwahrscheinlich, als bei der ersten Theilung jeder Tochterkern die Hälfte eines solchen Doppelringes erhalten würde; damit würden nicht identische Idanten von einander geschieden werden und nicht die Spalthälften der durch die Längsspaltung entstandenen Schwestersegmente und die Theilung wäre eine ächte Reductionstheilung, gegen welche kein Mensch einen Einwand erheben könnte. Dass nun aber ein solcher völlig alleinstehender Entstehungsmodus von Ringen bei Gryllotalpa in Wirklichkeit nicht stattfindet, vielmehr die Ringe genau so entstehn wie ich es früher im Texte angab, nämlich durch Verlöthung der freien Enden der Schwesterdoppelsegmente, geht mit Sicherheit aus der neu eingefügten Figur 6 hervor. Dieser Entstehungsmodus von Ringen ist zur Zeit hinlänglich bekannt, indem wir beispielsweise bei den Prophasen der heterotypen Theilung ganz ähnliche Vorgänge kennen gelernt haben. Wer meine Untersuchungen über die heterotype Theilung des Salamandrahodens und die ersten Furchungszellen von Ascaris megalocephala N. 11d gelesen hat, wird sich davon überzeugt

haben, dass Ringe aus längsgespaltenen hufeisenförmigen Segmenten in der von mir angegebenen Weise entstehn, ohne dass die Hufeisen sich schliessen, indem vielmehr die an den ursprünglich freien Enden der Schwestersegmente verlötheten Schenkel eine Verzerrung zu einer Achterfigur und dann zur Ringform erfahren. Beiläufig möchte ich hier noch erwähnen, dass meine diesbezüglichen Untersuchungen über die heterotype Mitose der ersten Furchungszellen von Ascaris durch eine kurz nachher erschienene, von meiner Untersuchung völlig unabhängige Arbeit von Herla N. 7, in allen wesentlichen Punkten bestätigt wurde. Herla glaubt allerdings Ascaris megalocephala univalens vor sich zu haben, während es sich nach meinen Präparaten um bivalens handelt. Jeder „Unbefangene“ wird, falls er auf dem Gebiete der Kerntheilungsvorgänge und der Reductionsfrage Vorkenntnisse besitzt, meine Entstehung der Ringe von vornherein auch ohne die neu eingefügte Figur 6, welche die gesammte Frage allein schon zu Gunsten meiner alten Deutung entscheidet, als recht plausibel ansehen müssen; hat der Unbefangene aber keine diesbezüglichen Vorkenntnisse, so kann man ihm nur rathen, eigene Deutungen der Befunde anderer Autoren zu unterlassen, da dadurch nur unnöthige Schwierigkeiten in eine ohnehin schon schwierige Frage künstlich hineingetragen werden. Späterhin werden wir übrigens noch sehn, dass derselbe Entstehungsmodus von Ringen ebenfalls von anderen Objecten in genau derselben Weise wie bei Gryllotalpa von mir nachgewiesen wurde, ja dass derselbe Modus von Rückert selbst für die Eireife der Copepoden beschrieben wurde, nachdem ich allerdings für marine Copepoden schon früher ebenfalls diesen Modus festgestellt hatte. Rückert erhebt nun auch gegen meine Darstellung der Entstehung der Vierergruppen aus den Ringen Bedenken. Ich hatte die Entstehung der Ringe und Vierergruppen wie folgt beschrieben. Die 6 Fadenabschnitte (Segmente) verkürzen sich und die Schwesterfäden verlöthen an ihren freien Enden mit einander und so entstehn im Kern 6 Chromatinringe, von denen jeder 4 Fadenstücken (Segmenten) oder 4 Chromosomen homolog ist. Diese 6 Ringe jedes Kerns liegen der Kernperipherie dicht an, so dass man nur durch Heben und Senken des Tubus die Sechszahl feststellen kann; meist verdecken ein oberer und ein unterer Ring einander, so dass scheinbar nur

5 Ringe vorhanden sind. Dies Stadium, welches, wie wir nachher noch sehn werden, von grosser Wichtigkeit ist, hat nur kurze Dauer und kommt relativ selten zur Anschauung. Viel häufiger sieht man das folgende Stadium, in welchem sich aus jedem Ring 4 sternchenförmige, durch Linin verbundene Chromosomen herausdifferencirt haben. Dagegen bemerkt Rückert: „Es kann der Ring durch Querspaltung in vier Stücke zerfallen, was der Auffassung vom Rath's entsprechen würde, er könnte aber ebensogut durch Quertrennung in nur 2 Stäbe zerlegt werden, die eine nochmalige Längstheilung erleiden und sich verkürzen, was mit der Entstehung der Vierergruppen bei Ascaris sich in Einklang setzen liesse.“ Zunächst ist die Entstehung der Vierergruppen bei diesem Spulwurm keineswegs über jeden Zweifel erhaben, wenn aber wirklich die Vierer in der eben von Rückert angegebenen Weise bei Gryllotalpa entstehn würden, entspräche die Bildung derselben gar nicht der der Vierer bei Ascaris. Bei Ascaris megalocephala gibt es gar keine Ringbildung, es kann demnach bei diesem Spulwurm auch keine Längsspaltung der Ringhälften eintreten, vielmehr soll die angebliche zweite Längsspaltung des Chromatinfadens unmittelbar auf die erste folgen. Würde thatsächlich bei Gryllotalpa die Viererbildung sich in der von Rückert erwähnten Weise vollziehn, so würde zwischen der ersten und zweiten Längsspaltung ein relativ langer Zeitraum liegen, in welchem wichtige andere Veränderungen von Statten gegangen sind, z. B. Quertheilung des längsgespaltenen Fadens, ferner Ringbildung der durch die Quertheilung entstandenen Segmente. Es muss hier auch daran erinnert werden, dass wenn die Ringbildung, wie vorher erwähnt wurde, nach dem von Rückert als wahrscheinlich bezeichneten Modus verlaufen würde, jeder Ring bereits ein Doppelring wäre; würde dann noch eine zweite Längsspaltung eintreten, hätten wir gar 4 in einander geschachtelte Ringe. Der Einwand, eine zweite Längsspaltung hätte übersehen werden können, kann übrigens den Arbeiten sämmtlicher Autoren, welche eine nur einmalige Längsspaltung annehmen, also auch den Rückert'schen Untersuchungen gemacht werden. Mir scheint dass der letzte Einwand Rückerts der schwächste von allen ist. Die Ringe und Vierer entstehn, wie ich in meiner vorstehenden Discussion gezeigt und durch Einfügen einiger neuen Abbildungen direct beweisen

konnte, genau so wie ich es früher angegeben hatte. Der weitere Verlauf der Samenreife von der Bildung der Vierergruppen an ist fernerhin ebenfalls so, wie ich es in meiner alten Arbeit beschrieben habe. In Figur 11 sehn wir in der Seitenansicht und in der Figur 12 vom Pole aus wie die Vierer sich allmählich in einer Spindel gruppiren und sich schliesslich im Aequator aufstellen. Figur 13 zeigt dann die Vierer in der Seitenansicht im Aequatorialplattenstadium; in Figur 14 sehn wir die kranzförmige Anordnung der Chromosomen vom Pol aus betrachtet; die 12 anderen Chromosomen werden durch die 12 gezeichneten verdeckt. Alles Uebrige bitte ich in der alten Arbeit N. 11b nachzusehen. Was übrigens die vier sternchenförmigen Chromosomen anbetrifft, die ich in meiner vorläufigen Mittheilung erwähnte, in der definitiven Arbeit aber nicht weiter besprach, so betrifft dies ein Uebergangsstadium zwischen den Ringen und den Vierergruppen, ich habe dasselbe nur selten zur Anschauung bekommen. Das Chromatin der Ringe lässt zuerst 4 knotenförmige Anschwellungen erkennen und auf diese Knoten oder Kugeln (Fig. 8) zieht sich allmählich das gesammte Chromatin zurück, so dass die Kugeln schliesslich nur noch durch Linin untereinander in Verbindung stehen.

Ob nun wirklich die erste Theilung der Reifeperiode ebenso eine Reductionstheilung ist wie die zweite, wie ich es in meinen Arbeiten angab, oder wie Rückert will, eine Aequationstheilung, soll am Schluss des Aufsatzes des Näheren in Verbindung mit anderen Streitfragen besprochen werden. Ich will hier nur darauf hinweisen, dass man den eben entstandenen Vierergruppen und den im Aequator der ersten Reifungstheilung aufgestellten, unmöglich ansehn kann, in welcher Anordnung die Vierer sich im Aequator gruppirt haben, ob namentlich bei der ersten Theilung die durch die Längsspaltung des Chromatinfadens entstandenen Schwestersegmente zuerst von einander getrennt werden, oder ob zuerst die unterbliebene Quertheilung stattfindet.

Während nun Rückert meine Gryllotalpa-Arbeit sehr genau durchgelesen und auf wunde Punkte hin sehr sorgfältig geprüft hat, ist meiner Salamandraarbeit von demselben Autor keineswegs die gleiche Aufmerksamkeit geschenkt worden. In Nr. 12c werden meine Befunde über die Reduction in der Spermatogenese von Salamandra maculosa ganz beiläufig erwähnt, in

der anderen Arbeit Nr. 12d allerdings etwas eingehender, dagegen werden höchst wichtige andere Befunde einfach ignorirt. Meine Angaben über die Ring- und Viererbildung in der Samenbildung der Frösche werden mit keinem Wort erwähnt, obgleich dieselben, wie ich ausdrücklich hervorhob, mit den entsprechenden Vorgängen in der Samenreife von Gryllotalpa die grösste Aehnlichkeit haben, während innerhalb der Samenreife von Salamandra und Tritonen einerseits und der von Fröschen und Kröten andererseits einige Verschiedenheiten bestehn. Auch meine Angaben über die Eireife mariner Copepoden werden nur ganz kurz erwähnt; ich wies ausdrücklich auf die überaus grosse Uebereinstimmung der Vorgänge in der Eireife dieser Thiere mit den Vorgängen bei der Samenreife von Gryllotalpa und Amphibien zumal aber Rana hin. Dass aber in der Samen- und Eireife von Arthropoden und Vertebraten die gleichen Vorgänge die Reduction herbeiführen, ist von der grössten Wichtigkeit. Die allgemeinen Gesichtspunkte meiner Untersuchungen wurden ebenfalls nur sehr dürftig hervorgehoben. Ich gebe gern zu, dass es schwieriger ist, ein kritisches Referat völlig unparteiisch zu geben, als eine kritiklose Aufführung der wesentlichsten Resultate. Der kritische Referent kann Alles weglassen, was ihm für die Entscheidung der betreffenden Frage nebensächlicher Natur zu sein scheint. Ist aber der Kritiker auf dem betreffenden Gebiete selbst Autor, so erweckt es leicht den Anschein, wenn principiell wichtige Resultate unbesprochen bleiben, als ob der Referent nicht völlig unparteiisch vorgegangen wäre. Dass es sich im vorliegenden Falle offenbar nur um ein Uebersehen und nicht um ein absichtliches Ignoriren handelt, glaube ich nicht weiter betonen zu müssen. Ich habe seither die Entstehung der Ringe und Vierergruppen in der Spermatogenese der Frösche eingehender studirt und ich will im Folgenden an der Hand einiger Abbildungen diese Vorgänge noch etwas näher beschreiben. Zuvor möchte ich aber von den an verschiedenen Stellen meiner Salamandra-Arbeit befindlichen beiläufigen Angaben über die Samenreife von Rana wenigstens den wichtigsten Passus wörtlich wiederholen:

„Während die Samenbildung der Wassersalamander (untersucht wurden Triton cristatus, alpestris und palmatus) im Wesentlichen mit der des Feuersalamanders übereinstimmt, fand ich einigermassen abweichende Verhältnisse in der Spermatogenese

der Frösche. In Bezug auf die uns hier in erster Linie interessirenden Gesichtspunkte, Entstehung der Vierergruppen, Ringbildungen etc., zeigen letztere eine grössere Aehnlichkeit mit Gryllotalpa. Die Prophasen der ersten Mitose vor der Reifungsperiode haben zwar bei Rana eine grosse Aehnlichkeit mit den Knäuelstadien der heterotypen und homöotypen Variante des Salamanders, dagegen fehlen die für die heterotype Mitose einerseits, die homöotype andererseits beschriebenen charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Metakinese. In gleicher Weise wie bei Gryllotalpa vereinigt sich jedes chromatische Doppelsegment mit dem durch die Längsspaltung entstandenen Schwester-Doppelsegment, und aus je vier so verbundenen Segmenten entsteht wiederum ein Ring. Die Ringe sind offenbar in Folge starker Kontraction der Segmente relativ klein, aber gleichmässig dick, während sie bei Gryllotalpa unregelmässig und höckerig waren. Aus jedem Ring differenziren sich nun in der bekannten Weise vier Kugelchromosomen heraus. Das Ringstadium bei Rana dürfte ziemlich lange andauern, da man dasselbe überaus häufig zur Anschauung bekommt, während dasselbe, wie früher schon betont wurde, bei Gryllotalpa nur in relativ seltenen Fällen von mir beobachtet werden konnte. Die Ringe von Rana liegen wie bei Gryllotalpa, Salamandra etc. der Kernperipherie dicht an. Das Auftreten der Ringe und die Umwandlung der Vierergruppen findet in jedem Kern in gleichmässiger Weise statt, so dass man entweder nur Ringe oder nur Kugelchromosomen vorfindet."

Einen wesentlichen Unterschied in der Samenreife von Rana esculenta und Rana fusca habe ich nicht auffinden können; auch schien mir die Zahl der Chromosomen in beiden Species 24 zu betragen. Bei einer der beiden Species, die ich vor Jahren als Rana fusca bestimmt hatte, war die typische Zahl auf jeden Fall 24 und es fanden sich 12 Ringe und 12 Vierergruppen vor, was mit den bis jetzt bekannt gewordenen Zahlenverhältnissen der Chromosomen in gutem Einklang steht. Auf die Theilungen der Ursamenzellen will ich hier nicht eingehen, da ich über diese Stadien keine besonders interessante Aufschlüsse erhalten habe. Auf jeden Fall folgt auf die letzte Theilung derselben wie bei Gryllotalpa aber im Gegensatz zu Salamandra ein typisches Ruhestadium mit bläschenförmigem Kern.

Die Prophasen der ersten Reifungstheilung sind von beson-

derem Interesse, da die Spiremstadien eine grosse Aehnlichkeit mit denen der heterotypen und homöotypen Theilung des Salamanderhodens aufweisen und das Chromatin in einem überaus lockeren Knäuel erkennen lassen. Die Längsspaltung des Chromatinfadens ist bei geeigneter Conservirung recht früh kenntlich und dann erfolgt eine Quertheilung in nur 12 längsgespaltene Segmente, während bei den übrigen Mitosen stets 24 Segmente (Chromosomen) zu zählen sind. Es handelt sich hier aller Wahrscheinlichkeit nach auch wieder um doppelwerthige Segmente, die ihren Ursprung dem Unterbleiben einer Quertheilung verdanken. Wie bei Gryllotalpa und anderen Objecten habe ich auf ein etwaiges Ausstossen von Chromatin geachtet, ohne aber hierfür die geringste Andeutung zu finden. Auch von einer doppelten Längsspaltung des Chromatinfadens kann keine Rede sein. Wie bei der heterotypen Theilung der Ursamenzellen des Salamanders bilden sich jetzt Ringe, indem die längsgespaltenen Segmente, oder besser gesagt Schwesterdoppelsegmente, an ihren freien Enden verlöthen. Es kommt aber hier ebensowenig wie bei Gryllotalpa und wie ich es nachher noch für die Copepoden besprechen werde zu einer wirklichen heterotypen Theilung mit den charakteristischen knopfförmigen Anschwellungen der Ringe im Aequator, vielmehr erfolgt zunächst eine auffallende Verkleinerung der Ringe, die in der Zahl 12 mit grosser Häufigkeit gefunden werden. Die Phase der kleinen Ringe ist offenbar von langer Dauer, doch ist die äussere Gestalt der Ringe eine recht verschiedene. Das Stadium der Verlöthung der durch die Längsspaltung entstandenen Schwesterdoppelsegmente ist relativ kurz und ich fand nie 12 völlig geschlossene grosse Ringe gleichzeitig, vielmehr war die Verlöthung bei einigen Ringen eine deutliche, bei anderen Schwestersegmenten waren aber im gleichen Kern die Enden frei und die Segmente lagen einander dicht an. Ein solches Stadium habe ich in Figur 15 abgebildet. In Figur 16 habe ich das Stadium der kleinen Ringe wiedergegeben, doch liegt zwischen beiden Phasen eine Uebergangsform, in welcher die Ringe schon recht klein aber gleichmässig dick sind und eine Andeutung einer Viertheilung nicht erkennen lassen, die in der Abbildung Figur 16, welche auf dies Stadium folgt, ziemlich deutlich kenntlich ist. Durchgängig sieht man, dass jeder Ring aus zwei nur lose mit einander verbundenen Halb-

bringen besteht und jeder Halbring lässt seinerseits wieder zwei Unterabtheilungen erkennen, die allerdings in einem festeren Zusammenhang stehen. Häufig genug sieht man nun, dass der Halbring aus 2 verbundenen Kugeln besteht und die beiden zu einander gehörigen Halbringe bilden so je eine Vierergruppe, deren Unterabtheilungen die Kugelform bald deutlich bald weniger deutlich erkennen lassen. Wenn nun die Vierergruppen sich allmählich von der Peripherie dem Kerncentrum genähert haben und sich im Aequator der ersten Reifungsspindel aufstellen, erkennt man je nachdem man eine genaue Seitenansicht oder eine schräge vor sich hat entweder die ganzen Vierergruppen oder nur zwei Abtheilungen derselben und die Figur hat mehr die Form von Ringen mit vier Unterabtheilungen als von vier selbständigen Kugeln, wie sie bei Gryllotalpa oder Salamandra so deutlich sind. Sobald aber die Tochterplatten nach den Polen auseinanderwandern, erkennt man deutlich die zwei Kugeln jedes Halbringes. Dass bei der zweiten Theilung, die wieder mit Ueberspringen des bläschenförmigen Ruhezustandes des Kernes sofort auf die erste folgt, die beiden Kugeln jedes Halbringes von einander getrennt werden (Figur 21), ist nach den bis jetzt bekannten Vorgängen bei anderen Objecten nicht zu verwundern. Bei der ersten Theilung bekam jeder Tochterkern 12 Doppelkugeln = 24 Chromosomen; bei der zweiten Theilung erhält jeder Tochterkern 12 einfache Kugeln = 12 Chromosomen.

In Fig. 17 sehn wir die Vierergruppen in einer Polansicht bevor sie sich im Aequator aufgestellt haben; je 2 Kugeln verdecken die 2 anderen darunter gelegenen Kugeln. In Fig. 18 haben wir die Ansicht der ersten Reifungstheilung von der Seite in Fig. 19 vom Pol aus gesehn. In Fig. 20 haben sich die Tochterplatten getrennt und bewegen sich nach den Polen der Spindel. In Fig. 21 ist die zweite Reifungstheilung in der Seitenansicht und in Fig. 22 in der Polansicht dargestellt. Auf weitere Angaben über die Spermatogenese der Frösche möchte ich hier nicht weiter eingehen, da es mir nur darauf ankam, die Entstehung der Ringe und Vierergruppen etwas näher an der Hand von Abbildungen zu schildern wie früher und weil ich auf die grosse Aehnlichkeit der entsprechenden Vorgänge in der Samenbildung eines Insects (Gryllotalpa) und der eines Wirbelthieres (Rana) nachdrücklicher hinweisen wollte.

Dass bei Salamandra im Princip dieselben Vorgänge stattfinden, brauche ich nicht zu wiederholen, doch ist bei Salamandra manche Abweichung von dem einfachen Modus der Entstehung der Ringe und Vierer, wie ich es für Gryllotalpa und Rana beschrieb, zu erkennen. Auf eine nähere Besprechung der Spermatogenese von Salamandra trete ich hier nicht noch einmal ein und ich verweise[1]) auf meine eingehende Arbeit N. 11 c. Ich habe seit dem Erscheinen dieser Schrift meine Untersuchungen über die Spermatogenese und Ovogenese dieses Thieres zu verschiedenen Zwecken fortgesetzt und habe genau dieselbe Reihenfolge der Stadien, wie ich sie in Wort und Bild vorgeführt habe, auch im vorigen Jahre wieder constatiren können. Da ich nun obendrein bei Tritonen und zumal bei Triton palmatus dieselben Vorgänge wie bei Salamandra zumal im Monate Juli mit grosser Regelmässigkeit bei einer grösseren Anzahl von

---

1) Wie ich ausführlicher zeigte, erfolgt bei Salamandra die Bildung der Kugelchromosomen keineswegs bei allen 12 Gruppen gleichzeitig und auch in den Henking'schen Abbildungen von Pyrrhocoris sind in den Kernen zur Zeit der Umbildung theils Ringe, theils fertige Vierergruppen angegeben. Ob nun aber die vier Kugelchromosomen, die aus dem Ringe sich herausdifferenziren, ihrer feineren Zusammensetzung und Qualität nach genau den vier Chromosomen entsprechen, die in die Ringbildung eingetreten sind, oder, um mit Weismann zu reden, ob die vier Kugelidanten dieselben Ide haben wie die vier Idanten, welche den Ring bildeten, ist nach den Präparaten nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Dass eine Umkombinirung der Ide bei der Entstehung des Ringes einerseits und der Bildung der Vierergruppen andererseits wohl stattfinden kann, muss zugegeben werden. Ich habe nun bei meinen vergleichenden Studien über die Spermatogenese und Ovogenese bei manchen Metazoen zwar unverkennbare Vierergruppen, aber keine typischen Ringbildungen auffinden können, so dass, falls es überhaupt bei diesen Formen zu einer Ringbildung kommt, dieses Stadium schnell vorübergeht, wahrscheinlich aber überhaupt gar nicht auftritt. Die beiden zusammengehörigen Doppelsegmente scheinen in diesem Falle einfach eine Trennung in Einzelsegmente und eine gleichzeitige Verkürzung auf Stäbchenform zu erfahren und aus den vier Stäbchen entstehen durch weitere Kontraktion vier Kugeln. In anderen Fällen kommt es zwar zu einer Ringbildung, aber nicht zu einer Viererbildung, es stellen sich dann die Ringe in dem Aequator der Spindel auf, sie werden durch die erste Theilung halbirt und durch die zweite Theilung werden dann die Halbringe geviertelt.

Exemplaren antraf, muss der Gedanke, dass die von mir vorgeführten Stadien nicht in den Entwicklungscyclus der Samenzellen gehören, sondern Aberrationen darstellen, gänzlich fallen gelassen werden. Dass die Reductionsfrage gerade bei Salamandra maculosa besonders schwer zu entscheiden ist, habe ich früher selbst hervorgehoben und es hat auch Rückert wiederholentlich darauf aufmerksam gemacht. Auch bei Triton ist die letzte Theilung der Ursamenzellen eine unverkennbar heterotype und diese Generation ist gleichfalls durch besondere Grösse ausgezeichnet. Zwischen der vorletzten und und letzten Theilung liegt offenbar eine längere Pause, während welcher die Kerne wieder heranwachsen und dieselben befinden sich vor Beginn der letzten Theilung in einem ganz exquisitiven Ruhestadium, wie ich es l. c. Tafel VII für Salamandra abgebildet habe. Neben dem Kern fand ich auch bei Triton wie in Figur 4 für Salamandra gezeichnet ist, meist 2, hin und wieder aber nur 1 Kugel und ich zweifle nicht mehr daran, dass es sich thatsächlich um Sphären handelt, da ich innerhalb dieser Kugeln regelmässig ein oder zwei Centrosomen antraf. Bei Salamandra habe ich in Fig. 4 in der Kugel rechts ein Centralkörperchen angedeutet, meine Präparate waren damals etwas dunkel gerathen, so dass in den tief schwarzen Sphären die als Centrosomen zu deutenden Körner nur hin und wieder zur Anschauung kamen. Meine Befunde bei Triton sind nun denen bei Salamandra so ähnlich, dass die Fig. 5—14 der Tafel VII ebensogut für Triton palmatus gelten können. Zwischen der letzten Theilung der Ursamenzellen und der ersten Reifetheilung fehlt auch bei Triton ein Ruhestadium. Im Dyaster der letzten Theilung findet nämlich wieder eine secundäre Längsspaltung der eigenthümlich verdickten Schleifen statt und diese wandeln sich durch Verkürzung jedes Schleifenschenkels auf Kugelform und Durchbruch an der Umknickungsstelle der Schleifen in Kugelchromosomen um.

Meine Darstellung des Reductionsvorganges bei Salamandra maculosa hat im Grossen und Ganzen bei den Autoren Zustimmung erfahren, auch Rückert findet meine Deutung plausibel. Flemming spricht sich allerdings in seiner bekannten vorsichtigen Weise über meine Befunde folgendermaassen aus: „Ich gebe es angesichts der neuen Erfahrungen über diesen

Vorgang und die bezüglichen Vierergruppen bis auf Weiteres als sehr wohl möglich zu, dass diese Deutung das Richtige trifft; nur müsste dann in diesem Stadium auch Neigung zu atypischen Mitosen bestehn, da ja, wie auch vom Rath zulässt, ein Theil der von mir beobachteten Formen pluripolar und gewiss nicht typisch war." Es kommen nun thatsächlich bei Salamandra maculosa und bei Tritonen gerade bei den beiden letzten Theilungen der Reifephase aberrante Theilungen nicht eben selten vor, bei manchen Individuen sogar überaus häufig; ich fand aber pluripolare Mitosen und sonstige Aberrationen ebenfalls bei den letzten Theilungen der Samenreife recht häufig bei Astacus und vielen anderen Metazoen. Beiläufig möchte ich bemerken, dass ich die verschiedensten Abweichungen der Mitose in den ersten Furchungszellen von Ascaris megalocephala bivalens und ebenso bei Echinus mikrotuberculatus antraf, ohne irgend einen plausiblen Grund für solche auffälligen und häufigen Aberrationen, die man bekanntlich mit leichter Mühe auch künstlich hervorrufen kann, ausfindig machen zu können.

Dass nun meine Untersuchungen über die Reduction in der Samenreife von Salamandra und Rana von grosser Wichtigkeit waren, braucht nicht weiter hervorgehoben zu werden, da bei keinem Wirbelthier früher die Reductionsvorgänge in der Spermatogenese bekannt waren und die Uebereinstimmung dieser Vorgänge mit denen der Arthropoden eine auffallende ist.

Ueber die Eireife der Copepoden mit specieller Berücksichtigung der Frage von der Entstehung der Vierergruppen.

Das Studium der Ovogenese der Copepoden hat sich bekanntlich für die Beurtheilung einiger Phasen als besonders günstig herausgestellt, während dieselben Thiere für die Entscheidung der Gesammtfrage der Reduction der chromatischen Elemente weniger geeignet sind. So ist zwar die Entstehung der Vierergruppen mit befriedigender Sicherheit festzustellen, die Theilungen der Ureizellen und die betreffenden Zahlenverhältnisse der Chromosomen sind aber in Folge der Kleinheit der Zellen und deren Kerne nur recht ungenügend beschrieben worden. Dass aber gerade die Theilungen der Urei- und Ursamenzellen überaus wichtige Aufschlüsse über die gesammte Reductionsfrage geben

können, glaube ich an den Ursamenzellen von Salamandra maculosa deutlich genug bewiesen zu haben, da bereits bei den Ursamenzellen, ja wie ich mehrfach feststellen konnte, schon wesentlich früher, nämlich bereits vor der geschlechtlichen Differencirung dieses Thieres, die indifferenten Keimzellen, die scheinbar reducirte Chromosomenzahl 12 statt 24 haben. In dem letzten Abschnitte dieses Aufsatzes werden wir auf diese und andere für die Reductionsfrage besonders wichtige Gesichtspunkte noch näher zu sprechen kommen.

Ueber die Eireife der Copepoden liegen bekanntlich Arbeiten von Ishikawa N. 10 über Diaptomus, von Häcker N. 5 über Cyclops und Canthocamptus vor, ferner beiläufige Bemerkungen von mir über die Ei- und Samenreife hauptsächlich mariner Copepoden, N. 11 c u. 11 b, sowie neue Untersuchungen Rückerts N. 12 über die Eireife von Cyclops strenuus, Heterocope robusta und Diaptomus gracilis. Da Rückert die Arbeiten seiner Vorgänger kritisch beleuchtet, werde ich die wichtigsten Punkte dieser Arbeiten und die Rückert'sche Kritik etwas näher besprechen.

Rückert wollte durch seine Studien über die Ovogenese der Copepoden folgende Fragen beantworten: „Kommt bei den Copepoden und zumal bei Cyclops jene einfache, dem Schema der Weismann'schen Reductionstheilung entsprechende Form der Reifung vor, wie sie Ishikawa für Diaptomus und Häcker für eiersacklose Weibchen von Cyclops beschrieben haben, oder werden auch hier, wie bei den andern, genauer untersuchten Thieren, schon in der Wachsthumsperiode vierwerthige Chromatinportionen in reducirter Zahl gebildet. Ist das erstere der Fall, dann ist das Reductionsproblem in einfacher Weise gelöst, trifft dagegen das letztere zu, dann erhebt sich die weitere Frage: Wie entstehn die Vierergruppen? In der Genese dieser Bildungen liegt, wie es jetzt den Anschein hat, der Schlüssel für die Lösung des Räthsels der Reduction. Hier aber scheinen nach den bisherigen Beobachtungen hauptsächlich zwei Möglichkeiten gegeben. Entweder die Gruppen bilden sich durch zweimalige Längstheilung des Fadens, dann ist die Herabsetzung ihrer Zahl auf die Hälfte noch nicht erklärt. Oder, sie entstehn durch nur einmalige Längstheilung, zu der eine als verspätete Segmentirung aufzufassende Quertheilung hinzukommt. In diesem Fall würde — wenigstens für das betreffende Object — die Zahlenreduction

erklärt und die gesammte Reductionsfrage im Sinne Weismanns entschieden sein.“ Letztere Auffassung hat sich nun für viele Objecte z. B. Arthropoden und Vertebraten als richtig erwiesen.

Die Untersuchungen von Rückert bei Copepoden erstrecken sich, wie der Autor selbst betont, keineswegs bis zum Ende der Eireifung, sondern umfassen nur die Bildung der Vierergruppen und ihre Einstellung in den Aequator der ersten Richtungsspindel. Rückert glaubte diesen Abschnitt der Ovogenese für sich allein behandeln zu können, „weil in ihm alle diejenigen Vorgänge ablaufen, welche für das Problem der Chromatinreduction augenblicklich in Betracht kommen“. Das Verhalten des Chromatins in dem weiteren Verlauf der Reifung d. h. bei der zweiten Richtungstheilung würde übrigens von den Autoren übereinstimmend dahin beantwortet, dass die vier Einzelstücke jeder Gruppe durch die beiden Reifungstheilungen von einander geschieden werden; daher setzt Rückert voraus, dass es sich bei den von ihm untersuchten Copepoden ebenso verhält.

Die Angaben Häckers über Cyclops strenuus, den Rückert selbst eingehend wenigstens auf die Entstehung der Vierergruppen hin studirt hat, werden von letzterem Autor als unrichtig bezeichnet. Bekanntlich hat Häcker für Weibchen von Cyclops strenuus, die keine Eiersäcke haben und solche mit Eiersäcken („Mehrgebährende Weibchen“) einen verschiedenen Modus der Eireife beschrieben.

Bei eiersacklosen Weibchen kommen nach Häcker von den acht Doppelstäbchen bei der ersten Richtungstheilung vier Stück in den ersten Richtungskörper, während 4 im Ei verbleiben sollen. Gegen diese Angaben wird von Rückert energisch protestirt. Nach Rückert verläuft die Eireifung bei Cyclops strenuus, der die Normalzahl von 22 oder 24 Chromosomen besitzen soll, in folgender Weise: „Die durch frühzeitige Längsspaltung entstandenen Doppelfäden des Keimbläschens verkürzen sich bei Beginn der Reifung zu Doppelstäben, deren Zahl reducirt ist und nach vollendeter Einstellung in den Aequator der ersten Richtungsspindel stets 11 betrug. Dieselben lassen noch, bevor sie die Aequatorialplatte bilden, eine Quergliederung in je zwei Unterabtheilungen erkennen. Sie zerfallen so in vier kurze Stäbchen, die durch einen breiten Längs- und Querspalt geschieden sind, und entsprechen somit den bekannten Vierer-

gruppen. Die Genese der letzteren, in neuerer Zeit soviel umstrittenen Bildungen kann sonach hier nicht zweifelhaft sein. Sie entstehen durch einmalige Längs- und einmalige Quertheilung. Es muss ein eigenthümlicher Zufall gewaltet haben, dass Häcker, der doch gerade bei Cyclops nach einer Bestätigung seines Schemas gesucht hatte, die Quergliederung der Doppelstäbe und damit die wirklichen Vierergruppen übersehn hat. Und so bin ich in der eigenthümlichen Lage, auf der einen Seite seinen thatsächlichen Befunden gegenüber zu treten, während ich doch auf der anderen seinen theoretischen Anschauungen beipflichten muss.“ Nach meinen eigenen Präparaten verschiedener Cyclopsspecies muss ich Rückert Recht geben, indem bei der ersten Richtungstheilung nicht ganze Stäbchenpaare von einander geschieden werden, sondern jeweils die Einzelstäbe jedes Paares von einander getrennt werden.

Ueber die Darstellung Häckers bei eiersacktragenden Weibchen spricht sich Rückert folgendermaassen aus: „Häcker stützt sich auf ein verhältnissmässig sehr junges Stadium, in welchem sich das Chromatin an bestimmten Stellen der feinen Doppelfadenschlinge des Keimbläschens concentrirt. An diesen Stellen tritt zunächst eine winkliche Knickung des Doppelfadens auf, durch welche die Figur eines *W* gebildet wird. Sodann erfolgt an den Winkelscheiteln ein Durchbruch, und bilden nun die vier Schenkel des Doppelwinkels, indem sie sich parallel lagern ein Stäbchenbündel, d. h. eine Vierergruppe. Ich habe (sagt Rückert) eine derartige Entstehung von Vierergruppen bei Cyclops nicht gesehn und glaube auch nicht, dass sie hier existirt. Vierergruppen treten allerdings während der Reifung bei Cyclops wie bei allen anderen Thieren auf, sie sind aber nichts anderes, als die auch von Häcker wiederholt beschriebenen und abgebildeten Doppelstäbe, die er ungetheilt in die Tochterzellen der ersten oder sogar in die der zweiten Richtungstheilung übergehn liess.“ Auch in Betreff der Zahlenverhältnisse der Chromosomen finden sich bei Häcker und Rückert Verschiedenheiten. Die acht Doppelstäbe des Keimbläschens, welche Häcker in die Tochterkerne der ersten Richtungstheilung eintreten lässt, sind nach Rückert nicht zweiwerthig, sondern vierwerthig und viertheilig, wenn auch Häcker die Quertheilung derselben übersehn hat, es sind die bekannten Vierergruppen.

Da aber diese Gruppen bei Copepoden ebenso wie bei allen anderen Thieren in der reducirten Zahl auftreten, so könne der von Häcker untersuchte Cyclops strenuus auch nicht 8 Chromosomen in seinen Furchungskernen führen, wie Häcker angiebt, sondern müsse deren mindestens 16 besitzen. Ferner betont Rückert, dass in die ersten Richtungsspindel nicht 8 Doppelfäden eintreten, wie Häcker behauptet, vielmehr deren 11 bei einem Theil der Thiere auch vielleicht 12.

Ich habe ebensowenig wie Rückert eine Entstehung von Vierergruppen bei eiersacktragenden Cyclopsweibchen verschiedener Species in der von Häcker beschriebenen Weise gesehn, doch glaube ich, dass unter den von mir untersuchten eiersacktragenden Cyclopsweibchen die Species Cyclops strenuus nicht vertreten war. Die Thiere waren früher, ohne genau bestimmt zu sein, von mir zu einem anderen Zwecke in grossen Klumpen geschnitten worden. Zunächst muss eine neue von Häcker in Aussicht gestellte Arbeit über die Vorstadien der Reifung (Archiv f. mikr. Anatomie) abgewartet werden, bevor die zwischen diesem Autor und Rückert bestehenden Meinungsverschiedenheiten endgültig entschieden werden können[1]). Dass das von Häcker für den Vorgang der Reduction gegebene Schema richtig ist, habe ich bereits in meiner Salamandra-Arbeit hervorgehoben, dies Schema passt aber, wie auch Rückert findet, besser auf meine Befunde, wie auf die von Häcker selbst mitgetheilten.

Ueber den Sitz des Querspaltes der Doppelstäbchen bei Cyclops strenuus macht Rückert einige Angaben, die für den letzten Abschnitt meines Aufsatzes, in welchem die Rückert'sche Stellung der Reductionsfrage gegenüber näher besprochen wird, von besonderer Wichtigkeit sind. Die Stelle lautet folgendermaassen: „Bei je zwei zusammengehörigen Hauptstäben ist der Querspalt immer an derselben Stelle. Die Unterbrechung eines Hauptstabes liegt derjenigen des anderen gerade gegenüber. Bei den verschiedenen Doppelstäben eines Kernes aber nimmt der Querspalt eine wechselnde Stelle ein wie die Figuren lehren. Nur einen Theil der Doppelstäbe trennt er genau in ihrer Mitte durch, so dass zwei Stäbchenpaare von gleicher Länge entstehn.

---

1) In Betreff der mittlerweile erschienenen Arbeit Häcker's vergleiche die Nachschrift auf Seite 234.

Viele Doppelstäbe zerlegt er in Paare von ungleicher Länge. So zählt man nicht selten in den Stäbchen des einen Paares je drei, in denen des anderen je zwei oder gar nur je ein einziges, allerdings dann etwas verdicktes Mikrosom. Wenn Jemand trotz des vorgelegten Beweismaterials noch daran denken wollte, dass die viertheiligen Chromatinportionen durch eine zweite Längsspaltung entstehen, so müsste er allein durch die sehr häufig ungleiche Länge der vier Stäbchen von dieser Ansicht bekehrt werden."

So wichtig und interessant nun auch die Angaben Rückerts über die Entstehung der Vierergruppen sind, so dürftig ist die Feststellung der Zahlenverhältnisse der Chromosomen bei diesem Cyclops strenuus. Da die Vierergruppen in der Zahl 11 oder 12 auftreten, wird geschlossen, dass in den Furchungszellen 22 Chromosomen vorhanden sein werden. Andere genauere Zahlenangaben fehlen.

Seine wichtigsten bei Heterocope robusta eruirten Resultate hat Rückert wie folgt zusammengefasst:

„Im Keimbläschen von Heterocope sind dieselben Doppelfäden vorhanden wie bei Cyclops; letztere liefern durch Quertheilung die Vierergruppen. Ein Unterschied besteht darin, dass die Doppelfäden von Heterocope mit ihren Enden mehr oder weniger verbunden sind und mit ihren Mittelstücken auseinander weichen, infolgedessen unregelmässige Ringfiguren oder, bei gleichzeitiger Ueberkreuzung der Mittelstücke, Achterfiguren entstehn. Bei der späteren Verkürzung gleichen sich dann wie bei Cyclops die unregelmässigen Verbiegungen und namentlich alle Ueberkreuzungen aus. Es entstehn 16 Ringe von regelmässiger Form, vergleichbar den verkürzten Doppelstäben von Cyclops. Während nun bei der letztgenannten Species der Doppelstab nur eine einfache Quertheilung erfährt, tritt an jedem Ring von Heterocope ausser der als Quertheilung aufzufassenden Spaltung gleichzeitig noch eine weitere Trennung auf, welche als eine Lösung der verbundenen Fadenenden anzusprechen ist. Das Endproduct ist in beiden Fällen das gleiche, nämlich vier kurze Stäbe oder Kugeln."

Wenn sich auch ohne Weiteres erkennen liess, dass die Einstellung der Vierergruppen von Heterocope ebenso erfolgt, wie bei Cyclops, so konnte doch nicht ermittelt werden, ob der

ursprüngliche Haupt- oder Längsspalt hier ebenfalls in die Ebene des Aequators zu liegen kommt, oder vielleicht senkrecht zu dieser. In jüngeren Stadien lässt sich zwar, sagt Rückert, an einzelnen geeigneten Chromatinportionen der Längsspalt vom Querspalt unterscheiden; wie sich aber derselbe einstellt, konnte deshalb nicht ermittelt werden, weil die betreffende Entwicklungsphase nicht zur Beobachtung kam.

Ich habe selbst die Ovogenese von Heterocope saliens aus dem Titisee bei Freiburg untersucht und ich habe im wesentlichen dieselben Vorgänge angetroffen, wie sie von Rückert für Heterocope robusta beschrieben wurden.

Ganz ähnlich wie bei Heterocope verläuft die Vierbildung bei Diaptomus und wir müssen diese Vorgänge etwas näher besprechen, da Rückert gegen die Befunde von Ishikawa schwere Bedenken erhebt. Die Angaben dieses Autors über Diaptomus (Species?) sind nach Rückert in wesentlichen Punkten unrichtig. „Die acht hantelförmigen Figuren des Keimbläschens seiner Fig. 25, welche in der ersten Richtungsspindel durchschnürt, in der zweiten zu je vieren auf die Enkelzellen vertheilt werden sollen, sind, wie ein Vergleich mit meinem Diaptomus gracilis ergiebt, Vierergruppen. Sie erscheinen in den Abbildungen der ersten Richtungsspindel (Fig. 26—29 l. c.) als Doppelkugeln, aus dem einfachen Grunde, weil in der Polansicht und häufig auch in der Seitenansicht der fertigen Aequatorialplatte das eine Kugelpaar durch das andere verdeckt ist. Schräge Ansichten der Spindel oder auch nur eine Combination von Pol- und Profilansichten hätten den Irrthum leicht vermeiden lassen. Diese Vierergruppen sind bei Diaptomus wie überhaupt bei allen Thieren, bei welchen sie bis jetzt gefunden wurden, in reducirter Zahl vorhanden.“

Ich habe selbst Diaptomus castor untersucht und sehr schön die Reifungsphase sowie die Vorbereitungen zur ersten Theilung studiren können und ich muss auf Grund meines Objectes Rückert unbedingt Recht geben. Auf meinen Präparaten sind die Vierergruppen bei Seitenansichten der Spindel ungemein deutlich. Gegen die Angabe Ishikawas, dass bei den Theilungen der Spermatogonien sowie der ersten Reifungsspindel Quertheilungen der Chromosomen stattfinden, habe ich bereits früher N. 11b Einspruch erhoben. Bei solchen Quertheilungen würde,

wie Rückert mit Recht bemerkt, in Bezug auf Reduction des Guten etwas zu viel geleistet. Rückert fasst seine Befunde über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung von Diaptomus in folgender Weise zusammen: „Während der Wachsthumsperiode des Keimbläschens existiren Doppelfäden, welche denen von Cyclops entsprechen, sich aber von ihnen dadurch unterscheiden, dass ihre Enden meist verklebt sind. So entstehen ringartige Figuren, wie bei Heterocope. Indem die Doppelfäden sich wieder lösen und dazu der Quere nach theilen, bilden sich die Viererstäbchen.“ Es gelang Rückert ferner festzustellen, dass auch bei Diaptomus die dem Längsspalt entsprechende Trennungslinie sich in die Aequatorialebene der ersten Richtungsspindel einstellt, der Querspalt aber senkrecht zu dieser Ebene, woraus geschlossen wird, dass auch bei Diaptomus die erste Richtungstheilung eine Aequationstheilung ist. An einer andern Stelle sagt dann Rückert noch über die Bildung der Vierer bei Diaptomus: „Es kann nicht zweifelhaft sein, dass hier die Bildung der Vierergruppen so vor sich geht, wie sie vom Rath für Gryllotalpa und neuerdings für Euchaeta vertritt. Die Zahlenverhältnisse der Chromosomen sind folgende: Die Ringe und Vierergruppen sind in der Zahl 16 vorhanden und konnten bei Diaptomus gracilis auch Zählungen an den Furchungskernen vorgenommen werden. Am ersten Furchungskern schwankte das Resultat zwischen 30 und 32. Rückert betont ferner, und dies ist von Interesse, „dass die Chromosomen bereits in der Tochterplatte der Furchungsspindel deutlich längsgespalten sind. Es ist sonach das Vorkommen einer verfrühten Theilung derselben nicht einmal auf die Kerne der Geschlechtszellen, geschweige denn auf die Reifungsperiode, wie man vielfach glaubt, beschränkt.“ Ferner verweist Rückert auf eine frühere Angabe, nach welcher auch in den Ureiern von Selachiern verfrühte Spaltung vorkommt.

Unter den marinen Copepoden hat Rückert nur bei Calanus gracilis Reifestadien gefunden. Es konnte die erste Richtungstheilung bei verschiedener Schnittrichtung studirt und festgestellt werden, dass die gleichen Vierergruppen in der nämlichen Stellung innerhalb der Aequatorialplatte sich fanden, wie bei den beschriebenen Süsswasserformen.

Von besonderer Wichtigkeit ist es nun, wenn wir die Resultate Rückerts betrachten, dass genannter Autor für Cyclops

und Diaptomus feststellen konnte, in welcher Weise die Vierergruppen sich im Aequator der ersten Richtungsspindel aufstellen. Es wurde nachgewiesen, dass der Längsspalt der Vierer sich in die Aequatorialebene einstellt, der Querspalt senkrecht zu ihr. Daraus folgt, dass bei der ersten Theilung die beiden durch den Längsspalt getrennten Chromosomen von einander geschieden werden, bei der zweiten Theilung die Querstücke, vorausgesetzt wie Rückert ausdrücklich betont, dass die Reifung hier nicht anders verläuft als für alle anderen Objecte mit Vierergruppen von sämmtlichen Forschern übereinstimmend beobachtet wurde. Durch diese Befunde glaubt Rückert bewiesen zu haben, dass bei Cyclops und Diaptomus die erste Richtungstheilung eine Aequationstheilung, die zweite eine Reductionstheilung ist, doch wird des weiteren zugegeben, dass hiermit nicht entschieden ist, ob die Querstücke der zweiten Spindel (zukünftige Chromosomen des Vorkerns) in ihrer Ausdehnung noch genau den Stücken entsprechen, welche ursprünglich einmal in das Fadensystem eingetreten sein müssen. Dies letztere Zugeständniss ist von grosser Wichtigkeit.

Wenn wir nun dazu übergehn, meine eigenen Studien über die Eireife mariner Copepoden zu besprechen, so will ich die wichtigsten meiner früheren beiläufigen Bemerkungen wörtlich vorausschicken, um zu zeigen, dass ich vor Rückert auf die grosse Uebereinstimmung in der Samenreife von Gryllotalpa, Salamandra, Rana, Triton und der Eireife von Copepoden auf Grund eigener Untersuchungen aufmerksam gemacht habe N. 11 b u. c. Meine Angaben über Copepoden lauten wie folgt:

Die Entstehungsweise der Vierergruppen in der Ovogenese, gleichgültig ob die Chromosomen in Schleifen-, Stäbchen- oder Kugelform auftreten, ist im Princip die gleiche wie ich sie bei der Spermatogenese von Gryllotalpa, Rana, sowie Salamandra, Triton und anderen Metazoen feststellen konnte.

Ein typisches Beispiel für diese Entstehung der Vierergruppen in der Ovogenese fand ich bei einem marinen Copepoden Euchaeta und ich will in Kürze die wichtigsten hierhergehörigen Momente hervorheben, da ich glaube, dass hierdurch das Verständniss der Vierergruppen wesentlich erleichtert wird. Bei Euchaeta konnte ich feststellen, dass in der gesammten Periode II der Ovogenese (Ruhe- und Wachsthumsphase) ein mehr oder

weniger deutliches Doppelfadenstadium des Chromatins persistirt, welches bis auf den Dyaster der letzten Theilung der Ureizellen zurückzuführen ist. Vor der Reifungsperiode wird dieser chromatische Doppelfaden durch Quertheilung nur in halb so viel Segmente zerlegt als bei den Theilungen der Somazellen. Es bleiben somit jeweils zwei hinter einander gelegene Segmente mit einander vereinigt und jedes dieser doppelwerthigen Segmente bildet jetzt mit dem durch die Längsspaltung (aus dem Dyaster) entstandenen Schwester-Doppelsegment durch Verlöthen der freien Enden einen grossen höckerigen Ring. Die Zahl der Ringe (auf welche es hier übrigens gar nicht ankommt) schien mir 12 zu betragen. Die Gestalt dieser gleich grossen Ringe, welche aus vier Segmenten (= vier Chromosomen) entstanden sind, ist sehr verschieden, manche haben die Form einer 8. Unmittelbar neben Kernen mit solchen grossen Ringen fand ich Kerne mit der gleichen Zahl ganz kleiner kreisrunder und gleichmässig dicker Chromatinringe, die offenbar durch Kontraktion aus den grossen entstanden waren. Aus jedem dieser Ringe differenziren sich nun wiederum vier Kugelchromosomen heraus, die aber weder eine Chromatin- noch Lininverbindung unter einander erkennen liessen. Auch hier liegen die Vierergruppen zunächst der Kernperipherie an und treten dann im Aequator einer Spindel zusammen. Durch die beiden jetzt gleich auf einander erfolgenden Theilungen der Reifungsperiode werden die Vierer zuerst in Paarlinge zerlegt und dann die jeweiligen Paarlinge von einander separirt.

Von einem gewissen Interesse ist es, dass im Aequator der ersten Spindel die Vierergruppen nicht dichtgedrängt neben einander aufgestellt sind, dass vielmehr zwischen den einzelnen Gruppen jeweils ein Zwischenraum verbleibt, so dass jede Gruppe als solche bei der Seitenansicht deutlich kenntlich ist. Ganz ähnliche Bilder habe ich, beiläufig bemerkt, bei der Eireife von Artemia neuerdings beobachtet.

Aus der vorstehenden Beschreibung geht hervor, dass wir in der Ovogenese bei Euchaeta Vorgänge antreffen, die in vielen Punkten mit den entsprechenden Verhältnissen in der Spermatogenese von Gryllotalpa und Rana, in anderen mit denen von Salamandra übereinstimmen und zwischen beiden Schemata vermitteln.

Es verläuft nun aber keineswegs bei allen Copepoden die Ovogenese in der für Euchaeta angegebenen Weise, vielmehr begegnete ich bei meinen vergleichenden Studien einer Fülle mehr oder weniger auffallender Abweichungen, die offenbar mit den verschiedenen biologischen Verhältnissen dieser Thiere in Beziehung stehen. Die Entstehung der Vierergruppen, mögen dieselben in Form von Kugeln wie bei Euchaeta oder als Stäbchen wie bei Cyclops auftreten, bleibt trotzdem im Princip genau die gleiche und erinnert bald mehr an die Vorgänge bei Gryllotalpa und Rana, bald mehr an die von Salamandra und Triton. In allen Fällen fand ich vor der Reifungsperiode doppelwerthige Chromosomen, niemals aber eine Andeutung einer Vicrerbildung durch doppelte Längsspaltung des Chromatinfadens. Meine Untersuchungen beziehen sich auf die Ovogenese von Euchaeta marina, Calanus gracilis, Heterocope saliens, Diaptomus castor, Canthocamptus Species? und mehrere Cyclops-Arten. In Betreff näherer Einzelheiten über die Ovogenese der Copepoden des Süsswassers, z. B. Cyclops und Canthocamptus, verweise ich auf die Untersuchungen von V. Häcker.

Beiläufig möchte ich erwähnen, dass ich bei den genannten Copepoden auch die Spermatogenese bearbeitet habe und konstatiren konnte, dass auch in der Ei- und Samenbildung desselben Thieres mancherlei Verschiedenheiten auftreten können. Die Zellen und Kerntheilungsfiguren in der Samenbildung der Copepoden und zumal die Mitosen der Ursamenzellen sind aber so klein, dass ich meine diesbezüglichen Beobachtungen für eine weitere Besprechung für unzureichend hielt. Einige Angaben über Samen- und Eireife bei Copepoden habe ich bereits in meiner Gryllotalpa-Arbeit S. 113 gemacht; dieselben sind aber von den Autoren übersehen worden. Die betreffende Stelle lautet folgendermaassen: „Ich will hier aber nicht zu erwähnen unterlassen, dass bei manchen Thieren, und zumal bei den Copepoden die Vorbereitungen zu den beiden letzten Theilungen in der Ovogenese und Spermatogenese derselben Thiere wesentlich von einander verschieden sind. Besonders deutlich sah ich bei den marinen Copepoden Euchaeta und Calanus, dass die Spaltung des Chromatinfadens und Verdoppelung der Zahl der Chromosomen vor der ersten Theilung in der Ovogenese weit früher schon in der Periode II,

in welcher die Vergrösserung und Dotterbildung der Eimutterzellen stattfindet, deutlich wahrnehmbar sind, während dieselben Vorgänge in der Spermatogenese derselben Thiere erst in Periode III (Reifungsperiode) stattfinden, so dass in der Eibildung die Verdoppelung des Fadens noch weiter vorverlegt ist, als in der Samenbildung. Dieser frühzeitige Verdoppelungsprocess in der Ovogenese hängt aber unzweifelhaft damit zusammen, dass die Periode des Wachsthums der Eimutterzellen wegen der erheblichen Grössenzunahme und Dotterbildung der unreifen Eier wesentlich länger andauert als die entsprechende Wachsthumsperiode (Periode II) in der Spermatogenese. Ich möchte daher auch keineswegs den Verdoppelungsprocess in der Ei- und Samenbildung als einen von den beiden letzten Theilungen unabhängigen Vorgang hinstellen. Auch die Art und Weise der Vorbereitungsvorgänge vor den beiden letzten Theilungen sind bei vielen Copepoden in der Ei- und Samenbildung desselben Thieres wesentlich von einander verschieden. In der Ovogenese konnte ich stets und besonders schön bei den marinen Formen Euchaeta und Calanus eine typische Ring- und Kranzbildung beobachten, ohne dass mir ähnliche Bilder in der Samenbildung derselben Thiere zur Anschauung gekommen wären."

Im Frühjahr dieses Jahres habe ich nun gelegentlich eines fünfmonatlichen Aufenthaltes an der zoologischen Station in Neapel unter Anderem auch wieder Studien über die Eireife der Copepoden angestellt, um meine früheren Beobachtungen zu ergänzen. Zu grossem Danke bin ich Herrn Dr. Giesbrecht verpflichtet, der in bekannter Liebenswürdigkeit eine genaue Bestimmung meines frisch erbeuteten Materials vornahm und ebenso einen Theil meiner älteren Präparate auf die Richtigkeit der Bestimmung durchsah. Es war mir nämlich aufgefallen, dass zwischen den Copepoden, die ich bei einem früheren Aufenthalte in Neapel (Frühjahr 1888) als Euchaeta bestimmt hatte und solchen, die gelegentlich an das zoologische Institut in Freiburg geschickt waren, in Bezug auf die Eireife grosse Verschiedenheiten auf meinen Schnittserien zu erkennen waren, die ich mir nicht recht erklären konnte. Es stellte sich jetzt heraus, dass ich mit Euchaeta marina, Euchaeta hebes und Euchaeta acuta auch einige Exemplare von Anomalocera patersonii gerade im Stadium der Reifungsphase geschnitten und als Euchaeta

marina angesehen hatte. Wenn nun auch alles, was ich für die Eireife mariner Copepoden im Allgemeinen als charakteristisch angab, völlig richtig ist und bestehn bleiben kann, werde ich natürlich im Folgenden zur Vermeidung von Missverständnissen genau die Verschiedenheiten in der Eireife von Euchaeta und Anomalocera hervorheben. Ausser Euchaeta marina, Euchaeta hebes, Euchaeta acuta und Anomalocera patersonii untersuchte ich auch noch eine Reihe anderer Formen, von denen ich aber nur diejenigen besprechen werde, bei welchen ich die Entstehung der Vierer und die erste Reifungstheilung studiren konnte. Es sind Eucalanus attenuatus und Eucalanus longiremis, Pleuromma abdominale und Pleuromma gracile. Ich habe eine Reihe von Abbildungen der ersten Richtungsspindel auch von solchen Formen gegeben, die ich nur ganz kurz bespreche, um zu zeigen, in wie verschiedener Gestalt die Vierer sich im Aequator der ersten Reifespindel aufstellen. Wie Rückert wählte ich solche Seitenansichten der Spindeln für meine Figuren aus, in welchen die vier Stücke jeder Gruppe grösstentheils dem Beschauer zugewendet sind, die übrigen Gruppen habe ich des besseren Verständnisses halber ebenso gezeichnet.

Ich werde von meinen neuen Untersuchungen über die Eireife mariner Copepoden hier nur die wichtigsten und speciell die Reductionsfrage betreffenden Gesichtspunkte besprechen und andere Fragen z. B. die Veränderungen der Nucleolarsubstanz während der Eireife, das erste Auftreten der Centrosomen vor der ersten Reifungstheilung, die Dotterbildung etc. ausser Acht lassen. Es soll auch keineswegs eine aufeinander folgende genaue Einzelbeschreibung der Eireife der verschiedenen von mir untersuchten Formen gegeben werden, vielmehr will ich der Einfachheit und Kürze halber zuerst die wichtigsten Punkte aus der Periode der Theilungen der Ureizellen für alle Formen gleichzeitig diskutiren, und dann die Periode des Wachsthums und schliesslich die Periode der Reife besprechen. Da die Reifung auch bei den marinen Copepoden wie bei denen des süssen Wassers nach zwei verschiedenen Arten verläuft, habe ich einen typischen Vertreter eines jeden Modus für meine Abbildungen ausgewählt, und zwar Euchaeta marina und Anomalocera patersonii. Meine neu hergestellten Präparate wurden mit vorzüglichem Erfolg mit meiner Pikrinessigosmiumsäure conservirt,

bei einer Einwirkungsdauer von etwa $1^1/_2$ Stunden. Auf Schnitten, die mit Safranin und Hämatoxylin gefärbt waren, traten die Centrosomen sowie die gesammte Spindelfigur der ersten Reifungstheilung mit einer fast schematischen Klarheit zu Tage. Recht gute Resultate hatte ich auch mit einer Pikrinessigsublimatlösung, die ich bereits in einer eben erschienenen Arbeit empfahl. Ich giesse (wie Rabl) eine concentrirte wässerige Pikrinsäurelösung und eine concentrirte wässerige Sublimatlösung zu gleichen Theilen zusammen und setzte auf 1000 cbcm etwa 4 cbcm Eisessig zu. Die Präparate lassen sich sehr gut ausser mit den gewöhnlichen Farben auch nach dem Flemming'schen Safranin-Gentian-Orange-Verfahren oder aber der Heidenhain'schen Eisenhämatoxylin-Methode behandeln. Mit meiner Pikrinessig-Platinchloridosmiumsäure hatte ich bei einer einstündigen Einwirkung gleichfalls vorzügliche Resultate.

I. Periode: Ueber die Theilungen der Ureizellen.

Ueber die Theilungen der Ureizellen der Copepoden liegen nur relativ dürftige und was die Zahlenverhältnisse der Chromosomen angeht, keineswegs über allen Zweifel erhabene Angaben über Süsswasserformen vor. So günstig die Copepoden auch für das Studium einiger Phasen der Eireife z. B. der Entstehung der Vierergruppen sind, so wenig günstig sind sie gerade, wie ich bereits oben hervorhob, für die Periode der Theilungen der Urei- und Ursamenzellen. Rückert hat über diese Periode überhaupt keine Angaben gemacht, und dies ist sehr zu bedauern, denn ohne eine genaue Kenntniss dieser Phase ist zwar die Entstehung der Vierergruppen aber keineswegs die Zahlenreduction der Chromosomen in völlig befriedigender Weise zu erklären. Bereits in meiner Salamandra-Arbeit habe ich auf die Wichtigkeit des Studiums der Urei- und Ursamenzellen mit Nachdruck hingewiesen und den Beweis hierfür durch eigene Untersuchung der Ursamenzellen in überzeugender Weise liefern können. Bei den Ureiern der Copepoden habe ich nun selbst trotz vieler Bemühungen nur wenige aber immerhin erwähnenswerthe Resultate zu verzeichnen; die Zellen sind leider sehr klein und die Zahl der Chromosomen ist bei den meisten marinen Formen obendrein eine auffallend grosse. Immerhin konnte ich feststellen, dass

mindestens eine Generation der Ureizellen und zwar die letzte nach einem Schema der Mitose mit doppelwerthigen Chromosomen und scheinbar reducirter Chromosomenzahl verläuft. Die Spiremstadien fallen durch den lockeren Knäuel auf, ferner findet man häufig das gesammte Chromatin an eine Kernseite hingedrängt und nur wenige chromatische Fäden durchziehn den chromatinfreien Kernraum. Eine heterotype Mitose liegt nun sicherlich nicht vor, da niemals die charakteristische Tonnenform der Metakinese mit den knopfförmigen Anschwellungen zur Beobachtung kommt, vielmehr eine Mitose, welche wie die heterotype Theilung im Salamanderhoden in den Prophasen der Theilung und in der scheinbar reducirten Chromosomenzahl (doppelwerthige Segmente) viele Analogien mit der heterotypen Theilung hat. Ueber derartige „halbzählige" Mitosen habe ich mich bereits früher eingehend ausgesprochen und meine Befunde stehen in gutem Einklang mit ähnlichen Beobachtungen Häckers[1])

1) In Betreff der Mitosen mit doppelwerthigen Chromosomen besteht zwischen Häcker und mir nur scheinbar eine Meinungsverschiedenheit, die sich lediglich auf eine zusammenfassende Bezeichnung aller Mitosen mit doppelwerthigen Elementen bezieht. Ich diskutirte diese Differenz bereits in meiner Schrift über die Constanz der Chromosomenzahl bei Thieren N. 11d wie folgt: Wie ich bereits in meiner Salamandra-Arbeit (4d) S. 123 anführte, hatte früher V. Häcker alle Varianten der gewöhnlichen Mitose mit doppelwerthigen Chromosomen als „heterotype Kerntheilungen" zusammengefasst, was aber nicht anging, da den meisten dieser Mitosen alles das fehlt, was für die heterotype Form besonders charakteristisch ist, z. B. die typische Tonnenform der Spindel bei der Metakinese mit den knopfförmigen Anschwellungen etc.; ferner wäre dann auch die homöotype Variante des Salamanderhodens, die sich von der heterotypen Form doch in vielen wesentlichen Punkten unterscheidet, eine heterotype Mitose. In einer andern Arbeit hat dann genannter Autor die Verallgemeinerung des Begriffes der heterotypen Kerntheilung wieder fallen lassen und dafür die Bezeichnung „plurivalente Kerntheilung" eingeführt. Ich habe diese Bezeichnung in meiner Salamanderarbeit S. 124 als nicht besonders glücklich erklärt und vermieden. Die Gründe, weshalb ich diese Bezeichnung nicht adoptirt habe, will ich hier kurz angeben, weil ich mehrfach mündlich nach denselben befragt wurde. Bei all den in Rede stehenden Kerntheilungen mit doppelwerthigen Chromosomen handelt es sich gar nicht um plurivalente Kerntheilungen, sondern um Kerntheilungen mit plurivalenten oder richtiger bivalenten Chromosomen und es scheint mir eine derartige Abkürzung gewagt, wenn durch dieselbe Missver-

N. 5. Wie wir nachher noch näher besprechen werden, gelang mir ein Zählen der Chromosomen bei marinen Formen nur bei Anomalocera patersonii und ich stellte die für diese Species typische Zahl an den relativ grossen und keineswegs seltenen Mitosen des Mitteldarmes fest. Ich zählte stets 32 Chromosomen. Die Vierergruppen treten in der Zahl 16 auf und bei der ersten Reifetheilung werden die 64 Chromosomen auf 32 und bei der zweiten auf 16 reducirt. Bei der letzten Theilung der Ureizellen fand ich aber nur 16 Chromosomen, die ich ihrer Grösse und

---

ständnisse entstehen können. Unter einer plurivalenten Kerntheilung kann man sich aber leicht etwas ganz anderes vorstellen, beispielsweise eine Kerntheilung, bei welcher zwei oder mehrere Kerne einer Zelle gleichzeitig in Mitose treten, oder wenn in einem Kern mehrere Spindeln auftreten, wie bei den pluripolaren Mitosen, ferner auch eine Kerntheilung, bei welcher auf amitotischem Wege ein Mutterkern sich gleichzeitig in mehrere ungleiche Tochterkerne durchschnürt, wie ich es für die Randzellen (Follikelzellen) des Astacus-Hodens und für polymorphe Kerne der Sexualzellen der Amphibien beschrieben habe. Wenn ich nun in meiner Salamanderarbeit mehrfach der Kürze halber an Stelle von Mitosen mit doppelwerthigen Chromosomen den völlig indifferenten Ausdruck „halbzählige Mitosen“ verwendet habe, so sollte damit sicherlich nicht gesagt sein, dass auch alle halbzähligen Mitosen doppelwerthige Chromosomen hätten. Bekanntlich gibt es genug Mitosen mit halber Chromosomenzahl, bei denen aber die Chromosomen unzweifelhaft einwerthige sind. Wenn sich beispielsweise überzählige ins Ei eingedrungene Spermatozoen noch weiter theilen, so haben dieselben in Folge der vorausgegangenen Reduction nur die Hälfte einwerthiger Chromosomen. Dasselbe gilt für weitere Theilungen des zweiten Richtungskörpers. Ich habe übrigens lelbst in verschiedenen Schriften den Nachweis geliefert, dass bei der setzten Theilung in der Spermatogenese und Ovogenese nur die Hälfte der für die Species typischen Chromosomenzahl einwerthiger Theilungseinheiten zur Anschauung kommt. Der Ausdruck halbzählige Mitosen, den ich übrigens nur als einen vorläufigen ausgegeben habe, sollte absolut nicht die von Häcker vorgeschlagene Bezeichnung „plurivalente Kerntheilung“ ersetzen, sondern ganz allgemein alle Mitosen mit halber Chromosomenzahl, gleichgiltig ob dieselben ein- oder zweiwerthig sind, zusammenfassen. Ich erwähne dies hier nur deshalb, weil bei der Korrektur meiner Salamandra-Arbeit ein Fehler übersehen wurde, der dem Wortlaute allein nach zu einer falschen Deutung Anlass geben könnte. Auf S. 109 heisst es „Mitose mit doppelwerthigen Schleifen (= halbzählige Mitose)“; das Gleichheitszeichen in der Klammer muss unbedingt gestrichen werden, wie sich übrigens aus der gesammten Darstellung und zumal der Anmerkung derselben

ihrer Entstehung nach für „doppelwerthige" halten muss. Vermuthlich ist zwischen je zwei hintereinander gelegenen Chromosomen eine Quertheilung ausgefallen. Scheinbar ist nun im Dyasterstadium auch der letzten Mitose der Ureizellen die Normalzahl wiederhergestellt, indem schon im Dyaster eine secundäre Längsspaltung der Chromosomen, die schon zur nächsten Mitose (1. Theilung der Reifephase) gehört, stattfindet. Bei Anomalocera entsprechen nun die 32 durch die vorzeitige Längsspaltung ent-

---

Seite von selbst ergiebt. Ich bitte ferner auf Seite 106 Linie 18 derselben Schrift an Stelle von Samenzellen „Somazellen" zu lesen.

Meine Befürchtung erwies sich als sehr berechtigt, da genau in denselben Tagen, als meine Schrift N. 11 d erschien, ein Aufsatz von Häcker N. 5 e publicirt wurde, in welchem dieser Autor, gestützt auf das falsche Gleichheitszeichen meiner Bezeichnung, „halbzählige Mitosen" eine andere Deutung zu geben versucht als ich es beabsichtigt hatte. Durch meine rechtzeitige (gleichzeitige) Berichtigung ist der betreffende Passus der Häcker'schen Arbeit einfach hinfällig geworden. Wenn nun Häcker vorschlägt, den Ausdruck halbzählige Mitosen beizubehalten, den Begriff aber zu erweitern und unter dieser Bezeichnung alle Mitosen zusammenzufassen, bei welchen nur die Hälfte der für die Species typischen Chromosomenzahl gefunden wird, gleichgültig ob diese Chromosomen einwerthig (z. B. überzählig in's Ei eingedrungene Spermatozoen) oder doppelwerthig sind, so ist dies doch gar nichts Anderes, als was ich selbst beabsichtigte und was sowohl aus dem gesammten Text als auch allein aus der bereits vorhin citirten Anmerkung deutlich genug hervorgeht. Den weiteren Vorschlag Häcker's, unter der Bezeichnung „plurivalente Mitosen" als Unterabtheilung der halbzähligen Mitosen die Mitosen mit doppelwerthigen Chromosomen zu vereinigen, kann ich aus den oben erwähnten Gründen nicht beistimmen. Wesshalb übrigens Häcker in einer neuen N. 5 f gegen Strasburger gerichteten Schrift, in welcher wieder von plurivalenten Mitosen geredet wird, mein Aufsatz N. 11 d, in welcher meine obige Erklärung sich vorfindet, mit keinem Worte erwähnt, ist mir um so unverständlicher, als ich gerade in diesem Aufsatze Resultate beschrieb, die mit den von Strasburger geschilderten in directem Widerspruch stehen, mir aber recht gut begründet zu sein scheinen. Strasburger scheint mein in Rede stehender Aufsatz über die Constanz der Chromosomenzahl bei Thieren unbekannt geblieben zu sein, obschon dieser Aufsatz in derselben Zeitschrift, in welcher Strasburger's Aufsatz erschien, einige Monate vorher publicirt wurde. Aus der Schrift Strasburger's geht, beiläufig bemerkt, deutlich genug hervor, dass dieser Autor über den Stand der Reductionsfrage bei Thieren keineswegs genügend orientirt war, da derselbe beispielsweise die Entstehung der Vierergruppen durch „doppelte Längsspaltung" als erwiesen ansieht.

standenen Chromosomen in Wirklichkeit 64 Chromosomen, die in den Vierergruppen vor der ersten Reifetheilung, wenn man jedes Stück der Vierer als ein Chromosom zählt, in ihrer wahren Zahl deutlich kenntlich sind, obschon jeweils vier Chromosomen in einem losen und je zwei und zwei von den vieren in innigerem Zusammenhang stehn. Bekanntlich hat Häcker bei einigen Copepoden des süssen Wassers gefunden, dass die Längsspaltung des Chromatins, welche vor der ersten Reifetheilung beobachtet wird, durch die ganze Periode II verfolgt werden kann und bereits im Dyaster der letzten Theilung der Ureier gesehn wird. Zuerst hat Häcker allerdings irrthümlich die durch diese Längsspaltung hervorgerufene Verdoppelung der Chromosomen als einen von den Reifungstheilungen unabhängigen Vorgang angesehn und als Diplose bezeichnet. Ich habe dann auf Grund eigener Untersuchungen über die Ovogenese von Euchaeta, Calanus, Cyclops, Diaptomus, Canthocamptus und Heterocope die Angabe gemacht, dass bei diesen Thieren ebenfalls die durch die gesammte Periode II zu verfolgende Längsspaltung der chromatischen Segmente bis auf den Dyaster der letzten Theilung der Ureier zurückzuführen ist und hier muss ich hinzufügen, dass ich dasselbe bei Euchaeta marina, bei Euchaeta hebes und Euchaeta acuta sah, ferner bei Eucalanus attenuatus, Eucalanus longiremis, Pleuromma abdominale, Pleuromma gracile, Pontella, und Candare. Bei Selachiern hat Rückert die Längsspaltung im Dispirem der letzten Theilung der Ureier vorgebildet gesehn, und es konnte dieser Autor die Doppelfäden durch die lange Entwicklungsperiode des Keimbläschens hindurch kontinuirlich verfolgen und feststellen, dass sie abgesehn von Structur und Grössenveränderungen sich in der Hauptsache unversehrt erhalten, dass sie von einander getrennt bleiben, wie im Dispirem und selbst in ihrer gegenseitigen Lagerung bis zuletzt noch Verhältnisse erkennen lassen, die für die Tochterknäuel charakteristisch sind. Dass in der Spermatogenese ähnliche Vorgänge vorkommen können, habe ich bei den Ursamenzellen von Salamandra gezeigt, da hier die Vierer direct aus den durch die Längsspaltung der Schleifen im Dyaster der vierten Generation entstandenen doppelwerthigen Schwesterchromosomen entstehn. Bei andern Formen wie bei Gryllotalpa, Rana, Astacus und vielen andern Metazoen tritt die Längsspaltung aber erst in der Periode III der Samenreife auf.

Die Perioden des Wachsthums (Periode II) und der Reife (Periode III).

Da bei der Entwicklung der Copepoden die Zellen nach der letzten Theilung der Ureier nicht wie bei den gewöhnlichen Mitosen aus dem Dispirem in den bläschenförmigen Ruhezustand des Kernes zurückkehren, vielmehr die Längsspaltung der chromatischen Segmente durch die ganze Periode II bis zur ersten Theilung der Reifephase zu verfolgen ist, kann nicht von einer Ruheperiode, wohl aber von einer Wachsthumsperiode geredet werden. Das Keimbläschen wächst nämlich zu enormen Dimensionen heran, während gleichzeitig grosse Veränderungen an den chromatischen Segmenten bemerkbar werden; die zuerst stark tingirten und gedrungenen Chromosomen werden feinfaseriger und blasser und sind hauptsächlich in den peripheren Zonen des Keimbläschens zu sehn. Es findet dann wieder eine beträchtliche Grössenabnahme des Keimbläschens statt und gleichzeitig werden die Chromosomen wieder kürzer und compacter, während ihre Färbbarkeit zunimmt. Da nun der erste Theil der Wachsthumsperiode bei allen von mir untersuchten marinen Copepoden im Wesentlichen übereinstimmt, habe ich nur für eine Form von dieser Phase Abbildungen gegeben und zwar wählte ich Euchaeta marina aus, da ich von diesem Thier sämmtliche Phasen der Eireife in grosser Zahl studiren konnte. Von dem Augenblick an, wo die Chromosomen ihren feinfaserigen Bau verloren haben und wieder compacter und stärker färbbar geworden sind, beginnt eine Verschiedenheit der Eireife bei den einzelnen Formen aufzutreten, indem die einen wie bei Heterocope und Diaptomus eine Ringbildung erkennen lassen, während die anderen wie bei Cyclops keine Verlöthung der Enden der Schwesterdoppelsegmente eingehn. Für letztern Modus gab ich Abbildungen von Euchaeta marina Fig. 23—31, für ersteren von Anomalocera patersonii Fig. 32—34. Bevor ich auf eine nähere Beschreibung dieser beiden Reifungsmodi eingehe, muss ich vorausschicken, dass nur für Anomalocera die Zahlenverhältnisse der Chromosomen mit Sicherheit erkannt und auch in den Abbildungen wiedergegeben sind. Die auf Euchaeta marina bezüglichen Figuren sollen nur den Vorgang der Eientwicklung innerhalb der Periode II bis zur ersten Theilung der Periode III (erste Richtungsspindel) er-

läutern helfen, während die Zahlenverhältnisse der Chromosomen ganz ausser Acht gelassen werden müssen, da ich nur einzelne besonders instructive Schnitte abgebildet habe, auf denen natürlich nur ein Theil der Chromosomen zur Anschauung kommt. In Fig. 23 ist ein Dispiremstadium dargestellt, in welchem die bereits im Dyaster erfolgte Längsspaltung der Chromosomen deutlich erhalten ist und von dieser Figur 23—31 können wir diese einmalige Längsspaltung der Segmente deutlich verfolgen. Bei Euchaeta marina, Euchaeta hebes und Euchaeta acuta ist innerhalb der Wachsthumsphase so gut wie gar kein Unterschied nachweisbar. In Figur 25 sehn wir, dass das Keimbläschen schon bedeutend gewachsen ist und erkannte ich bei Euchaeta marina auf einigen Präparaten mit grosser Deutlichkeit neben dem Keimbläschen zwei Centrosomen, während zwei Nucleolen zwischen den längsgespaltenen Chromatinsegmenten wahrnehmbar sind. Die Lininverbindungen, die ich nur bei stärkerer Einwirkung meiner Osmiumgemische zwischen den einzelnen Segmenten erkennen konnte, sind so fein, dass ich sie gar nicht einmal in meinen Abbildungen angedeutet habe. Dass sich bei den von mir beobachteten marinen Copepoden in keinem Falle die Chromosomen zu einer einheitlichen Doppelfadenschlinge vereinigen ist ganz sicher. In Fig. 26 haben die früher nur leicht gebogenen Segmente eine starke Knickung erfahren, während die Zahl der Nucleolen eine wesentlich grössere geworden ist. Im folgenden Stadium Fig. 27 hat das Keimbläschen bereits seinen grössten Umfang erreicht und die chromatischen Segmente sind länger und blasser geworden, während das Keimbläschen selbst mehr und mehr an die Peripherie des Eies herangerückt ist und auch die Dotterbildung begonnen hat. Es folgt nun ein Stadium, welches ich nicht abgebildet habe, da man von den längsgespaltenen Segmenten und der in Auflösung begriffenen Nucleolarsubstanz nur ganz undeutliche verschwommene Bilder erhält, die sicher keine Kunstproducte sind, da ich sie auf allen Präparaten der verschiedenen Euchaeta-Species, aber auch bei sämmtlichen anderen beobachteten Formen mit Regelmässigkeit bei verschiedener Conservirung und Färbung antraf. Häcker hatte bei seinen Süsswasser-Copepoden beobachtet, dass bei Canthocamptus und bei halbpelagischen Cyclopiden von der letzten Theilung der Ureier bis zur Reifung eine längsgespaltene Fadenschlinge

persistirt, ohne dass ein eigentliches Ruhestadium sich einschiebt. In einer neueren Arbeit wird dann des Weiteren ausgeführt, dass der Fadenknäuel dann persistire, wenn eine rasche Eiproduction stattfindet, während ein feinfadiges Keimbläschenstadium eingeschoben wird, wenn eine Verzögerung der Eiablage eine Stauung eintritt. Ich habe das feinfädige Stadium bei den von mir untersuchten Süsswasser-Copepoden ausnahmslos gefunden, ohne aber damit die Richtigkeit der Häcker'schen Beobachtungen für sein Object anzweifeln zu wollen. In Fig. 28 ist das Keimbläschen bis dicht an die Peripherie des Eies aufgestiegen, das Chromatin ist wieder stärker tingirt und die chromatischen Segmente zeigen wieder eine winklige Knickung. Dass Jedem hier sofort der Gedanke kommen muss, dass die Knickungsstelle der späteren Durchbruchsstelle entspricht, ist nach früheren Angaben und zumal meinen Beobachtungen bei den Ursamenzellen von Salamandra recht nahe liegend. Das Keimbläschen schrumpft merklich zusammen und die chromatischen Segmente werden gleichzeitig kürzer Fig. 29, sie strecken sich mehr und mehr und lassen jetzt thatsächlich in vielen Fällen einen Durchbruch an der ursprünglichen Knickungsstelle erkennen Fig. 30. Es haben sich somit die Schwesterdoppelsegmente an ihren Enden während der gesammten Periode II niemals zu Ringen verbunden, vielmehr blieben die durch die Längsspaltung entstandenen Spalthälften einander dicht und meist parallel anliegend und entsprechen die Verhältnisse denen von Cyclops in allen wesentlichen Punkten. Von einer etwaigen zweiten Längsspaltung kann gar keine Rede sein. In Figur 31 habe ich die erste Richtungsspindel abgebildet und sehn wir das Chromatin in deutlichen Vierergruppen im Aequator angeordnet. Die vier kugelförmigen Chromosomen jeder Gruppe haben sich durch Contraction aus je vier stäbchenförmigen Chromatinsegmenten, wie ich sie in Figur 30 abgebildet habe, in leicht zu verstehender Weise herausdifferenzirt[1]).

---

1) Nach Rückert weichen die Einzelfäden zwischen je zwei Kreuzungspunkten bei den Selachiern etwas weiter auseinander als bei Cyclops, doch legen sich auch nicht selten bei Selachiern die Spalthälften aneinander, während sich bei Cyclops Figuren finden, welche für die Selachier typisch sind. Gerade die häufigen Uebergangsformen, die ich bei marinen Copepoden auffand, beweisen auf das deutlichste,

Der zweite Modus ist durch eine Ringbildung der Schwesterdoppelsegmente characterisirt und die Ring- und Viererbildung verläuft in derselben Weise wie es von Rückert für Heterocope und Diaptomus beschrieben wurde. Diese Vorgänge sind besonders typisch bei Anomalocera patersomii zu finden und ich habe dies Object besonders genau studiren können, da die Thiere ungemein häufig vorkommen und die Zellen wie ihre Kerne durch eine besondere Grösse ausgezeichnet sind. Die Theilungen der Ureizellen und die ersten Phasen der Wachsthumsperiode sind, wie bereits oben erwähnt worden, von denen von Euchaeta marina und sämmtlichen anderen von mir beobachteten Formen nicht wesentlich verschieden. Nach dem aber die längs gespaltenen chromatischen Segmente das feinfadige Stadium durchgemacht haben und wieder an Färbbarkeit gewonnen haben, sehn wir, dass die Schwesterdoppelsegmente sich zu Ringen verbunden haben, die oft die Form einer Acht zeigen. Die Verschmelzungspunkte sind häufig kenntlich, aber keineswegs immer Fig. 32. Neben solchen Keimbläschen mit grossen unregelmässigen Ringen trifft man das folgende Stadium, in welchem, wie ich es in Fig. 33 dargestellt habe, die Ringe recht klein geworden sind und meist eine Viertheiligkeit, häufig auch nur eine Zweitheiligkeit verrathen. Die Zahl der grossen Ringe beträgt wie die der kleinen, sowie die der aus letzteren hervorgegangenen Vierergruppen 16, während die für Anomalocera patersonii nach Mitosen von Somazellen (Mitosen des Mitteldarmes) von mir als typisch festgestellte Zahl 32 ist und dementsprechend im Aequator bei dem Auseinanderrücken der Tochterplatten 64 Chromosomen gezählt werden. Bei der ersten Reifetheilung erhält jeder Tochterkern 32, bei der zweiten 16 Chromosomen. Bei der ersten Theilung sind auch nach der Aufstellung der Vierer im Aequator noch die zwei für jeden Tochterkern bestimmten Chromosomen jeder Gruppe mit einander verbunden und diese werden erst bei der zweiten Theilung von einander getrennt.

---

dass es nicht von principieller Bedeutung sein kann, ob die durch die Längsspaltung und den Ausfall einer Quertheilung entstandenen Schwesterdoppelsegmente sich zu Ringen vereinigen, indem die Enden der jeweiligen Schwesterdoppelsegmente mit einander verlöthen oder ob zwischen denselben keine innigere Verbindung zu Stande kommt, wie bei Euchaeta marina, Euchaeta hebes, Euchaeta acuta, Eucalanus attenuatus, Eucalanus longiremis u. a.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich nun, dass meine früheren für marine Copepoden gemachten Angaben im Allgemeinen völlig richtig sind, aber besser auf das Anomalocera-Schema als das Euchaeta-Schema passen. Die Angaben über die Eireife der Copepoden von Häcker von Rückert und mir stimmen nun in dem wichtigen Punkte völlig überein, dass die Vierergruppen durch einmalige Längsspaltung des Chromatinfadens und Ausfall einer Quertheilung entstehen, wie ich es früher für die Samenreife von Gryllotalpa und späterhin für Salamandra und andere Objecte des Näheren beschrieben hatte. Nr. 11 a, b, c, d.

In derselben Weise wie bei Euchaeta marina verläuft nun auch die Eireife von Euchaeta acuta und Euchaeta hebes; doch treten die Vierergruppen bei letzterer Species in einer anderen Gestalt in den Aequator der ersten Richtungsspindel ein wie bei Euchaeta marina. Vergl. Fig. 31 und Fig. 35. Auf meinen eigenen sehr zahlreichen Präparaten von Euchaeta hebes und Euchaeta acuta war leider das Stadium der ersten Richtungsspindel in keinem Fall sichtbar, während ich dies Stadium bei Euchaeta marina recht häufig zur Anschauung bekam. Da ich nun bei einer Durchsicht der von Dr. Giesbrecht angefertigten Präparate auf ein solches stiess, in welchem gerade die erste Richtungsspindel von Euchaeta hebes auf vielen Schnitten zu finden war, habe ich einen solchen Schnitt mit gütiger Einwilligung von Dr. Giesbrecht abgebildet, da es mir von Interesse schien, auf die zwischen beiden Species bestehende Verschiedenheit der äusseren Form der Vierergruppen im Stadium der ersten Richtungsspindel hinzuweisen. Die Chromosomenzahl konnte leider wegen der zu grossen Menge bei keiner Euchaeta-Species festgestellt werden und kam eine solche Richtungsspindel in der Seitenansicht meist auf 5—6 Schnitten zur Anschauung.

Wie bei Euchaeta verläuft nun auch die Eireife von Eucalanus attenuatus und longiremis und hat noch mehr Aehnlichkeit mit der von Cyclops, da die Vierer nicht in Kugel-, sondern in Stäbchenform in den Aequator der Richtungsspindel eintreten und man hier, wenigstens bei Eucalanus attenuatus Fig. 39, mit Sicherheit behaupten kann, dass durch die erste Theilung die durch die Längsspaltung entstandenen Schwesterdoppelsegmente von einander getrennt werden (identische Idanten) und durch die zweite Theilung die zwei hintereinander gelegenen durch

Ausfall einer Quertheilung mit einander verbunden gebliebenen Segmente (nicht identische Idanten). Bei Euchaeta marina, Euchaeta hebes und Anomalocera patersonii ist es nach meinen Präparaten nicht mit absoluter Sicherheit zu entscheiden, in welcher Weise die Vierer ihre ursprünglich periphere Lage verlassen und sich im Aequator aufstellen, und ob bei der ersten Theilung die durch die Längsspaltung entstandenen Schwesterdoppelsegmente von einander getrennt werden oder aber zuerst die im Spirem hintereinander liegenden durch Ausfall einer Quertheilung verbunden gebliebenen Segmente.

Die Eireife von Pleuromma abdominale und Pleuromma gracile zeigt keine erwähnenswerthen Besonderheiten, doch sind die beiden Species in sofern von Interesse, als keine stäbchen- oder kugelförmigen Vierergruppen kenntlich werden, sondern vor der ersten Richtungsspindel nur Ringe gesehen werden, die sich auch in Ringform im Aequator der ersten Richtungsspindel neben einander aufstellen und nur hin und wieder schon vorher eine Theilung in 2 Halbringe erkennen lassen. Erst beim Auseinanderweichen der Halbringe nach den Polen sieht man, dass aus jedem Halbring sich 2 Kugelchromosomen herausdifferenciren, die bei der zweiten Theilung von einander getrennt werden. In Fig. 38 habe ich die erste Richtungsspindel von Pleuromma abdominale und in Fig. 36 und Fig. 37 die erste Richtungsspindel von Pleuromma gracile in der Seitenansicht dargestellt.

Ich habe die Periode III gleich mit der Periode II besprochen, da man darüber streiten kann, wo diese letztere Periode beginnt, zumal die Prophasen der ersten Reifetheilung bereits im Dyaster der letzten Theilung der Ureizellen kenntlich werden. Die zweite Richtungsspindel ist mir bei keinem marinen Copepoden zur Anschauung gekommen, man kann aber mit gutem Gewissen aus Analogiegründen annehmen, dass die zweite Theilung ebenso verläuft wie sie bei sämmtlichen anderen gut untersuchten Objecten in bester Uebereinstimmung von allen Autoren geschildert wurde. In Betreff der ersten Richtungsspindel möchte ich nur noch beiläufig bemerken, dass ich bei allen untersuchten Species die Centrosomen gesehen habe, auf dem Präparate von Euchaeta hebes, welches von Dr. Giesbrecht angefertigt war, fehlte dagegen jede Spur von Centrosomen, was ich auf die relativ einfache Conservirungs- (Sublimat-) und Färbungsmethode (Carmin)

zurückführen möchte. Eine Sphärenstrahlung um die Centrosomen war in keinem Falle sichtbar.

B. Allgemeiner Theil.

Aus dem Vorstehenden haben wir erseln, dass meine empiri schen Befunde bei der Eireife mariner Copepoden mit den Rückert'schen Angaben besser übereinstimmen als mit denen von Ishikawa und Häcker. Ein Vergleich der Reductionsvorgänge in der Eireife der Copepoden mit der in der Samenbildung von Arthropoden (Gryllotalpa u. a.) und Vertebraten (Salamandra, Rana) ergiebt nun eine auffällige Uebereinstimmung. Wer früher meine bei Salamandra gewonnenen Resultate bei der Schwierigkeit des Objectes als noch nicht völlig sicherstehend angesehn hat, dürfte durch die Darstellung der viel einfacheren Reductionsvorgänge bei Rana von dieser völligen Uebereinstimmung sicherlich überzeugt worden sein. Während nun die empirischen Befunde von Rückert und mir in bestem Einklang stehn, sind unsere Anschauungen über die Deutung der Befunde einigermaassen verschieden, aber keineswegs in dem Grade, als aus dem Rückert'schen Referat ein Leser, der in dieser Streitfrage nicht auf dem Laufenden ist entnehmen könnte. Nach Rückert ist allein die letzte Theilung (II. Theilung der Reifephase) eine Reductionstheilung, dagegen wäre die vorletzte (I. Theilung der Reifephase) eine Aequationstheilung; nach Weismann und mir kommt dagegen die Reduction durch beide Theilungen der Reifephase zu Stande. In Betreff der Reduction im Salamanderhoden sprach ich mich übrigens in folgender Weise aus: Nach meiner Zählungsweise findet die Reduction unbedingt in der Reifungsperiode statt, ob es aber die zweite Theilung allein ist oder beide Theilungen, welche die Reduction herbeiführen, ist empirisch nicht definitiv zu entscheiden. N. 11c pag. 120. Bei den anderen von mir untersuchten Objecten war ebensowenig eine Entscheidung möglich, da man den Vierergruppen nicht ansehn konnte, in welcher Anordnung sie sich im Aequator aufstellten. Wir werden weiter unten auf diese Frage noch näher einzugehn haben.

Ist nun für die Ei- und Samenreife einiger Arthropoden und Vertebraten die Entstehung der Vierergruppen durch nur

einmalige Längsspaltung und Ausfall einer Quertheilung endgültig entschieden, bleibt noch die Frage zu beantworten, können die Vierer bei anderen Objecten vielleicht in anderer Weise, z. B. durch doppelte Längsspaltung entstehn, wie es von verschiedenen Autoren mit Nachdruck behauptet wurde. Es kommen hier in erster Linie die Angaben Brauer's über Branchipus, Artemia und Ascaris in Betracht. Was zunächst die beiden ersten Thiere betrifft, so habe ich wiederholentlich meine Präparate über die Samen- und Eireife von Branchipus und die Eireife von Artemia durchstudirt, aber nie eine Andeutung einer doppelten Längsspaltung finden können, wie sie von Brauer ausdrücklich beschrieben wurde. Es ist aber ebensowenig Branchipus als Artemia ein für die Entscheidung dieser Streitfrage geeignetes Object, da die Chromosomen recht klein und überaus zahlreich sind. Ich habe meine diesbezüglichen Bedenken bereits in einer früheren Arbeit N. 11c ausgesprochen[1]). Anders liegen die Verhältnisse

---

1) Die Brauer'schen Befunde gestatten aber auch eine andere Deutung. Ich habe früher selbst die Ovogenese und Spermatogenese von Branchipus stagnalis und B. Grubii untersucht, aber die Ueberzeugung gewonnen, dass diese Objecte für die Beurtheilung mancher wichtiger Gesichtspunkte wegen der Kleinheit der Zellen und der grossen Chromosomenzahl wenig günstig sind; die feineren Einzelheiten der Kerntheilungsvorgänge der Urei- und zumal der Ursamenzellen sind selbst mit den besten Immersionslinsen nicht in befriedigender Weise festzustellen. Ich beschränkte mich daher darauf, für die Samenbildung von Branchipus stagnalis die Angabe zu machen, dass vor der ersten Theilung der Reifungsperiode eine Verdoppelung der Chromosenzahl stattfindet (11c). Zählt man aber mit Brauer die Vierergruppen nur als ein einheitliches viertheiliges Chromosom, so ist dem entsprechend die für Branchipus typische Chromosomenzahl 24 bereits vor der ersten Theilung reducirt, da, wie beim Salamander, 12 Gruppen von Vierern auftreten. Da ich aber, wie ausführlich motivirt wurde, die Vierergruppe als aus vier selbständigen Chromosomen bestehend ansehe, so zähle ich vor der ersten Theilung bei Branchipus in der Ovogenese und Spermatogenese 48 Chromosomen, die durch die erste Theilung auf 24, durch die zweite Theilung auf 12 vermindert werden.

Was nun die Entstehung der Vierergruppen anbetrifft, so kann ich nach meinen Präparaten die Brauer'sche Darstellung nicht bestätigen. Es soll sich nach diesem Autor in der Ovogenese von Branchipus aus dem Ruhestadium der Periode II ein Chromatinfaden herausbilden, der durch Quertheilung in 6 und dann in 12 Schleifen zerlegt

bei Ascaris megalocephala, indem bei diesem Spulwurme von verschiedenen Autoren, z. B. Boveri und Brauer, eine doppelte Längsspaltung mit Nachdruck behauptet, von anderen, z. B. Hertwig, für wahrscheinlich gehalten wird.

Die sehr sorgfältige Ascaris-Arbeit von Brauer hat auf die meisten Leser einen völlig überzeugenden Eindruck gemacht. Auch Rückert meint „man kann sich beim Studium dieser Arbeit dem Eindruck nicht entziehn, dass sich hier Alles so verhält, wie es Verfasser auffasst und schildert, mit anderen Worten, dass die Viererstäbe von Ascaris wirklich durch zweimalige Längsspaltung entstehn." Wenn nun Rückert des Weiteren bemerkt, dass er sich von dem Hauptargument Brauer's, dass vor dem Auftreten der Viererstäbchen ein viertheiliger Faden existirt, nicht habe überzeugen können, so kann ich dem auf Grund eigener Untersuchungen bei Ascaris meg. nur beistimmen. Jeder der Ascaris selbst untersucht hat, muss zugeben, dass so interessant

---

würde, worauf eine „doppelte" Längsspaltung erfolge; das Resultat wäre die Bildung von 12 viertheiligen Chromosomen, die durch Verkürzung der Schleifen auf Stäbchen- und dann auf Kugelform hervorgehen. Nach meinen Beobachtungen erfolgt aber, wie bei allen mir bekannten Mitosen, zuerst eine Längsspaltung und dann erst eine Quertheilung des Doppelfadens hier in nur 12 Segmente anstatt in 24, es bleiben eben, wie dies für die Mitosen mit doppelwerthigen Segmenten (halbzähligen Mitosen) charakteristisch ist, auch jeweils zwei hinter einander liegende Segmente vereinigt, die aber mit den durch eine Längsspaltung entstandenen Schwesterdoppelsegmenten keine Verlöthung eingehen. Mir ist eine Ringbildung weder in der Ovogenese noch in der Spermatogenese von Branchipus zur Anschauung gekommen und schienen mir die Vierer in der schon von Brauer angegebenen Weise einfach aus einer Verkürzung von jeweils vier Segmenten (die aber nicht durch doppelte Längsspaltung entstanden sind, auf Kugelform hervorzugehen. Wir sehen so, dass die empirischen Befunde bei Branchipus mit meinen übrigen Beobachtungen recht gut übereinstimmen, und dass dem entsprechend auch die Deutung, welche ich meinen übrigen Befunden gegeben habe, auch für Branchipus zulässig ist. Würde nun aber die von Brauer für Branchipus vertretene Auffassung der Reductionsfrage richtig sein, so könnte auch, wie der betreffende Autor am Schluss seiner Branchipus-Arbeit hervorhebt, „die eine Theilung, durch welche in vielen Fällen bei parthenogenetischen Eiern der eine Richtungskörper gebildet wird, ebenfalls keine Reductionstheilung sein, wie Weismann annimmt".

und günstig dieses Object zum Studium mancher Fragen auch sein mag, die Feststellung der Entstehung der Vierergruppen auf die grösste Schwierigkeit stösst. Ich habe meine Ascaris-Untersuchungen noch keineswegs völlig abgeschlossen, doch bezweifle ich mehr und mehr die Richtigkeit der Deutungen Brauer's. Im Spiremstadium der ersten Reifungstheilung der Spermatogenese sah ich häufig, dass der einfach gespaltene Faden auf die Kernmembran zustrebt, dann umbiegt und in genau derselben Richtung wieder zurückkehrt; von oben sieht man dann natürlich nur einen einfach gespaltenen Faden, da das andere darunter gelegene Stück verdeckt wird. Trifft nun ein Querschnitt den nach der Membran auf- und wieder absteigenden Doppelfaden, so sieht man natürlich die Querschnitte von vier Fäden, die aber in Wirklichkeit einem Doppelfaden angehören. Ich hoffe demnächst in der Lage zu sein, nähere Aufschlüsse über diese Streitfrage geben zu können. Ich bedauere es lebhaft, dass es auch Rückert nicht gelungen ist, diese Frage bei Ascaris zu entscheiden, da dieser Autor völlig unparteiisch der Gesammtfrage gegenüberstand, allerdings die Entstehung der Vierer durch doppelte Längsspaltung a priori für wahrscheinlicher hielt.

Brauer stellt als Resultat seiner vergleichenden Untersuchungen Folgendes fest: „Durch die eine Abweichung, das Unterbleiben einer Quertheilung, wird die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reducirt; durch das Eintreten einer zweiten Längsspaltung, welche in Folge des ersteren Vorganges sofort, ohne dass ein Ruhestadium des Kernes eintritt, nachfolgen kann, wird die Gesammtmasse des Chromatins ebenfalls halbirt, dagegen bleibt die Masse eines Chromosoms bei beiden Theilungen dieselbe wie gewöhnlich. Die erblichen Qualitäten werden gleichmässig auf alle vier Zellen vertheilt, aber von jeder geht nicht die Hälfte auf die Tochterkerne über, sondern nur ein Viertel. Diese Resultate können nicht, wie mir scheint, durch zwei auf einander folgende Theilungen erreicht werden, bei welchen die Ausbildung der Chromosomen wie in einem Normalkern vor sich geht. Denn entweder würde, wenn ein Ruhestadium zwischen beiden Theilungen sich einschaltete, keine Reduction weder der Zahl noch der Masse nach bewirkt, weil das Chromatin im Ruhestadium wieder auf die Grösse 1 wachsen würde, oder, wenn das Ruhestadium ausbliebe, so würde die Zahl trotzdem dieselbe

bleiben, ein jedes Chromosom nicht die normale Grösse, sondern nur die halbe besitzen, in der Furchungsspindel würde mithin die doppelte Zahl von halb so grossen Chromosomen auftreten als im Normalkern. Die eine Abweichung dagegen, der Ausfall einer Quertheilung, macht es möglich, dass die in Folge der Befruchtung unbedingt erforderliche Reduction der Zahl, der Masse und der Qualitäten, erfolgen kann, ohne dass Substanz verloren geht, ohne dass andere neue komplicirte Wege und Mittel zur Entfernung gewählt werden müssen, und hat dabei noch den Vortheil, dass die erbliche Substanz statt wie gewöhnlich auf zwei, auf vier Zellen vertheilt werden kann."

Mit Recht macht Rückert gegen Brauer Folgendes geltend: „Wenn Brauer am Schluss seiner Arbeit ausspricht, dass ihm das Problem der Chromatinreduction nun im Wesentlichen gelöst erscheine, so wird man dies nicht ohne Weiteres zugeben können. Denn, wenn die Vierergruppen durch zweimalige Längsspaltung entstehn, dann erhebt sich sofort die weitere Frage, wie kommt die reducirte Zahl dieser Chromatinportionen zu Stande? Da für gewöhnlich ebensoviel Chromosomen aus dem ruhenden Kern hervorgehn, als bei der vorausgegangenen Theilung in ihn eingetreten sind, sollte man erwarten, dass auch in der Spermatogenese von Ascaris bivalens der zweimal gespaltene Chromatinfaden durch Quertheilung in vier statt in zwei Viererstäbchen sich zerlege. Warum das nicht geschieht, warum nur zwei Vierergruppen entstehn, das bedarf jetzt noch ebenso der Erklärung, wie zuvor."

Bevor ich nun auf eine allgemeine Diskussion der Reductionsfrage eingehe, will ich wörtlich die wichtigsten meiner früheren allgemeinsten Resultate wiederholen, da dieselben durchgängig bei den Autoren nicht die nöthige Beachtung gefunden haben.

In erster Linie hängt die Beantwortung der Reductionsfrage von der Beurtheilung der Vierergruppen ab. Während einige Autoren die Vierergruppen (gleichgültig ob Kugel- oder Stäbchenchromosomen) jeweils als ein einheitliches Chromosom auffassen, zählen sie andere als zwei zweitheilige Chromosomen, wieder andere als vier Einzelchromosomen. Bei der ersten Annahme treten die Chromosomen (Idanten) bei der ersten Theilung der Reifungsperiode bereits in der reducirten Zahl in den Aequator der ersten Spindel ein; bei der zweiten Annahme bleibt das Zahlenverhältniss

der Chromosomen vor der ersten Theilung unverändert; bei der dritten Annahme findet eine Verdoppelung der für die Species typischen Chromosomenzahl vor der ersten Theilung der Reifungsperiode statt.

Wenn es nun auch bis zu einem gewissen Grade von der individuellen Auffassung abhängig ist, wie man die Vierergruppen zählen will, ob als vier, als zwei oder als ein Chromosom, so kann eine naturgemässe Entscheidung dieser Frage am ehesten aus der Entstehungsweise der Vierergruppen hergeleitet werden.

In allen von mir untersuchten Fällen der Spermatogenese und Ovogenese entstehen die Vierergruppen vor der Reifungsperiode in gleicher Weise dadurch, dass im Knäuelstadium zwei hinter einander gelegene Segmente mit einander verbunden bleiben und mit den durch die Längsspaltung des Chromatinfadens entstandenen ebenfalls verbundenen zwei Schwestersegmenten eine bald innigere (Ringbildung), bald losere (keine Ringbildung) Zusammengehörigkeit bewahren. Aus jedem dieser vier Segmente entstehen dann durch Kontraktion vier Stäbchen- oder Kugelchromosomen. Es scheint mir daher das Natürlichste zu sein, jede Vierergruppe als aus vier Einzelchromosomen bestehend anzusehen.

Die Frage, ob die Reduction durch beide Theilungen oder nur durch die zweite Theilung erfolgt, hängt nun lediglich von der individuellen Auffassung ab und ist nach den zur Zeit vorliegenden empirischen Befunden keineswegs mit absoluter Sicherheit zu entscheiden. Es erfolgt auch bei den gewöhnlichen Mitosen durch die Längsspaltung des Chromatinfadens im Knäuelstadium eine Verdoppelung der Zahl der Chromosomen, letztere werden aber erst im Aequator der Spindel selbständig. Vor der ersten Theilung der Reifungsperiode differenziren sich aber aus den vier mehr oder weniger innig verbundenen Segmenten frühzeitig vier selbständige Chromosomen heraus, die vor ihrem Eintreten in die Aequatorialebene der Spindel der ersten Theilung noch mancherlei Lageveränderungen und eventuell Umgruppirungen erfahren (sie liegen beispielsweise eine Zeit lang sämmtlich der

Kernperipherie dicht an und treten dann in das Kerninnere hinein, um sich im Aequator aufzustellen), so dass man nicht weiss, in welcher Anordnung sie neben einander gruppirt werden. Die Entscheidung letzterer Frage wäre von grosser Wichtigkeit, doch geben die histologischen Befunde selbst bis jetzt keinen sicheren Anhaltspunkt hierfür. Ob nun vor der ersten Theilung eine Umkombinirung der Ide und eine andere Gruppirung der Idanten stattfindet, ist einstweilen eben so wenig zu beweisen wie zu widerlegen, auf jeden Fall aber recht gut möglich. Bekanntlich misst Weismann dem Verdoppelungsprocess vor der ersten Theilung eine besondere Bedeutung bei. Handelte es sich hier nur um eine Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, so hätte die Natur diesen Zweck auf viel einfacherem Wege erreichen können. Die Bedeutung des complicirten Vorganges der Verdoppelung und zweimaligen Theilung liegt nach Weismann „in dem Bestreben, eine möglichst vielgestaltige Mischung der vom Vater und von der Mutter herstammenden Vererbungs-Einheiten herbeizuführen." Wie ich bereits in meiner früheren Arbeit anführte, bestände nach Weismann der Sinn der Verdoppelung der Idanten vor der Reductionstheilung darin, „eine fast unendliche Zahl von verschiedenen Keimplasma-Mischungen zu ermöglichen, um dadurch die individuellen Unterschiede in so vielen verschiedenen Kombinationen der Naturzüchtung zur Verfügung zu stellen, als Individuen entstehen." — „Die beiden Theilungen der Keimmutterzellen bedeuten eine Periode der Reduction und des Umbaues des Idioplasmas. Handelt es sich bloss um eine Reduction, d. h. Verminderung der Id-Ziffer auf die Hälfte, so würde eine einzige Theilung genügt haben; die zweite wurde dadurch nöthig, dass zugleich eine möglichst grosse Mannigfaltigkeit des Keimplasmas erreicht werden sollte." (Weismann, Amphimixis.) Im Uebrigen verweise ich auf die Weismann'schen Originalarbeiten (14), da ich hier nicht in eine Besprechung theoretischer Fragen eintreten möchte.

Rückert fasst seine wichtigsten Resultate wie folgt zusammen: Die Untersuchung von Copepoden hat ergeben, dass in der ersten Richtungsspindel die durch den Längsspalt geschiedenen Stücke auf die Pole vertheilt werden, was einer gewöhnlichen Theilung (Aequationstheilung) entspricht. In der zweiten dagegen werden die Querstücke d. h. die beiden Chro-

mosomen einer Gruppe von einander getrennt, und dadurch die Chromosomenzahl für die reifen Geschlechtskerne definitiv halbirt. Eine solche Theilung würde nicht nur den Anforderungen aller derer entsprechen, welche vorläufig nur die empirisch festgestellte Zahlenreduction der Chromosomen erklärt zu sehn wünschen, sondern sie wäre auch im Stande, die von Weismann theoretisch postulirte Reduction der Ahnenplasmen zu leisten. Sie würde daher von beiden Gesichtspunkten aus sehr wohl als Reductionstheilung bezeichnet werden können. Kann aber dieser Reifungsvorgang die weitere Anforderung Weismann's einer Neukombinirung von Idanten erfüllen? Hier ist zunächst darauf hinzuweisen, dass derselbe unter einem völlig anderen Bilde verläuft als dem, welches Weismann für seine Reductionstheilungen entwirft. Dieser Forscher fasst die Theilungstücke einer Vierergruppe als selbständige Chromosomen auf und sagt: Zuerst wird vor der Reifung die Zahl der Chromosomen verdoppelt und dann wird sie durch zwei Reductionstheilungen auf die Hälfte herabgesetzt.

Es spricht dann Rückert seine Verwunderung darüber aus, dass auch ich bei den Vierergruppen von selbständigen Chromosomen und auch von zwei Reductionstheilungen spreche, obschon doch meine Befunde auf etwas ganz anderes hinwiesen. „Zwei Reductionstheilungen könnte man doch nur dann annehmen, wenn die sämmtlichen Einzelstücke der Vierergruppe, die man ja mit Rücksicht auf ihr schliessliches Schicksal Chromosomen nennen mag, vor oder während der ersten Theilung in der Weise durcheinander gewürfelt würden, dass man nicht mehr zu erkennen vermag, welche von ihnen zusammengehörige Schwesterchromosomen (identische Idanten) sind und welche nicht. Nun ist aber bisher nirgends nachgewiesen, dass vorher selbständige, von einander unabhängige Chromosomen auf die Pole der Spindel vertheilt werden. Diese, auch hinsichtlich ihres Mechanismus nicht verständliche Form der Mitose existirt, soweit das vorliegende Untersuchungsmaterial erkennen lässt, nicht. Vielmehr stimmen alle Untersuchungen, die sich mit den Vorbereitungsstadien der Theilung näher beschäftigen, darin überein, dass die vier Chromatinstücke unter sich in festen Verbänden stehen bis zu dem Augenblick, in welchem sie im Aequator der Reifungsspindel von einander entfernt werden. Daraus folgt zunächst, dass die Längsspaltung und die dadurch hervorgerufene Verdoppelung der Chromosomen

während der Wachsthumsperiode, welche ihrerseits wieder behufs Herstellung der Zahlenreduction einen zweimaligen Theilungsprocess nöthig macht, nicht die Bedeutung haben kann, welche ihr Weismann neuerdings beilegt: Es kann durch sie nicht den Reductionstheilungen eine grössere Zahl individuell verschieden gefärbter Chromosomen zur beliebigen Verfügung gestellt werden, damit dieselben in die reifen Geschlechtszellen eines Individuums möglichst wechselvolle Keimplasmamischungen befördern. Da die Spalthälften, ohne sich vorher zu mengen, in der Reifungsspindel gegen die Pole auseinandergezogen werden, läuft der Effekt auf das Gleiche hinaus, als ob überhaupt keine Spaltung vorausgegangen wäre. Vielleicht wird durch ein weiteres Eindringen in den Mechanismus der Reifungstheilungen in Zukunft die Bedeutung dieses an sich unverständlichen Spaltungsvorganges, der die Reduction nur zu compliciren scheint, in einfacher Weise aufgeklärt." An einer anderen Stelle heisst es dann: „Durch die erste Reifungstheilung kann also eine Neukombinirung von Idanten sicher nicht bewirkt und damit auch die Verschiedenheit der Kinder gleicher Eltern nicht erklärt werden. Inwieweit dies durch die zweite Theilung möglich ist, muss erst festgestellt werden, denn es ist a priori denkbar, dass auch in den zweiten Reifungsspindeln eines Individuums immer die gleichen, einander correspondirenden Stücke des chromatischen Fadensystems von einander geschieden werden, so dass auch in diesem Falle eine Freiheit in der Vertheilung der vorhandenen Idanten nicht existiren würde. Indessen muss doch erwähnt werden, dass die für die Reductionstheilung bestimmte Quergliederung der Chromosomen bei Cyclops durchaus nicht immer die Mitte, sondern sehr wechselnde Stellen der Doppelstäbe befällt. Diese Thatsache könnte man allerdings im Sinne einer bei der Reifung stattfindenden Veränderung in der Zusammensetzung des Keimplasmas denken, aber von einem Beweis kann noch keine Rede sein."

Dass die vier Theile jeder Vierergruppen, die ich, wie mir scheint, mit Recht Chromosomen (Idanten) nenne, von ihrer Entstehung an bis zu ihrer Aufstellung im Aequator der ersten Reifungstheilung zu einander einen gewissen Zusammenhang bewahren, habe ich niemals bestritten; es scheint aber, als ob Rückert den Ausdruck selbständige Chromosomen völlig missverstanden hat. Mit diesem Ausdrucke sollte nichts anderes gesagt werden, als dass ich die vier Theile jeder Gruppe nicht als Viertel eines

Chromosomas, sondern als vier vollwerthige Chromosomen zähle. Meine Gründe habe ich früher N. 11 c so eingehend diskutirt, dass ich auf meine alte Darstellung verweisen darf. Es brauchen nun aber gar nicht die 4 Chromosomen jeder Gruppe ihren Verband zu lösen und insgesammt durcheinandergewürfelt zu werden, (Rückert), um bei der ersten Theilung eine Reduktion herbeizuführen. Nennen wir beispielsweise die Chromosomen, wie sie aus hintereinanderliegenden Segmenten des Knäuels entstanden sind, *abcdefgh*, so entstehn durch die Längsspaltung und Ausfall einer Quergliederung folgende Vierergruppen $\frac{a^1b^1}{a^2b^2}$; $\frac{c^1d^1}{c^2d^2}$; $\frac{e^1f^1}{e^2f^2}$; $\frac{g^1h^1}{g^2h^2}$. Diese Gruppen können nun in genau dieser Anordnung im Aequator der ersten Reifetheilung so aufgestellt sein, dass die Schwesterdoppelsegmente von einander geschieden werden, es sind aber auch folgende Möglichkeiten vorhanden: $\frac{a^1a^2}{b^1b^2}$; $\frac{c^1c^2}{d^1d^2}$; $\frac{e^1e^2}{f^1f^2}$; $\frac{g^1g^2}{h^1h^2}$; ferner $\frac{a^1b^1}{a^2b^2}$; $\frac{c^1c^2}{d^1d^2}$; $\frac{e^1f^1}{e^2f^2}$; $\frac{g^1g^2}{h^1h^2}$; oder aber $\frac{a^1a^2}{b^1b^2}$; $\frac{c^1d^1}{c^2d^2}$; $\frac{e^1e^2}{f^1f^2}$; $\frac{g^1h^1}{g^2h^2}$.

Da nun durch Rückert für die Eireife einiger Copepoden die Anordnung der Vierer im Aequator der ersten Richtungsspindel mit befriedigender Sicherheit festgestellt werden konnte, und bei diesen Formen mit stäbchenförmigen Chromosomen es kaum zu bezweifeln ist, dass in allen Gruppen bei der ersten Theilung die durch die Längsspaltung entstandenen Schwesterdoppelsegmente von einander separirt und dann bei der zweiten Theilung die durch Ausfall der Quergliederung verbundenen Chromosomen getrennt werden, ist es sehr wohl möglich, aber sicherlich nicht bewiesen, dass dies bei allen anderen Metazoen und zumal den mit kugelförmigen Chromosomen, bei welchen ein Entscheidung überhaupt gar nicht möglich ist, der Fall sein wird. Meine Befunde bei Eucalanus mit stäbchenförmigen Chromosomen sprechen auch zu Gunsten der Rückert'schen Annahme; ich möchte aber bis auf weiteres eine Verallgemeinerung für keineswegs rathsam halten, da doch nur bei wenigen Thieren bisher die Reduktionsfrage in allseitig befriedigender Weise studirt wurde. Nehmen wir aber einmal an, dass thatsächlich bei allen Metazoen die Aufstellung der Vierer im Aequator der ersten Theilung sich genau in derselben Weise vollziehen wird, so kann die erste Thei-

lung trotzdem für die Reduction von Bedeutung sein, nämlich dann, wenn die Chromosomen der Vierergruppen und die der früheren Mitosen in Bezug auf ihre Zusammensetzung sich anders verhalten oder um mit Weismann zu reden, wenn die Idanten der Vierergruppen andere Ide führen wie die Idanten der übrigen Mitosen. Ob bei der Ring- und Viererbildung oder schon früher (vergl. N. 11c pag. 132) z. B. bei allen Mitosen mit doppelwerthigen Chromosomen eine Umcombinirung der Ide jedes Idanten (der Mikrosomen jedes Chromosoms) stattfindet oder nicht, ist auch zur jetzigen Zeit weder zu beweisen noch direct in Abrede zu stellen. Wenn Rückert behauptet „durch die erste Reifungstheilung kann eine Neucombinirung von Idanten sicher nicht bewirkt werden“, so bleibt er uns den Beweis hierfür schuldig. Die Möglichkeit einer Umcombinirung der Ide, die übrigens gar nicht bei der ersten Theilung selbst stattzufinden braucht, vielmehr, wie vorhin erwähnt, bereits früher stattgefunden haben könnte, darf sicherlich aufrecht erhalten bleiben. Für die von den gewöhnlichen Mitosen abweichenden Prophasen der ersten Reifetheilung, z. B. die frühzeitige Längsspaltung, die Ringbildung, die Viererbildung etc. hat übrigens dieser Autor keine befriedigende Erklärung gegeben und ich muss meinerseits gestehn, dass, solange keine plausiblere Deutung gefunden wird als die von Weismann gegebene, ich daran festhalte, dass auch die erste Theilung sehr wohl mit der Reduction in einer viel innigeren Beziehung steht als man es den Kerntheilungsfiguren äusserlich ansieht. Weismann hat übrigens selbst in seiner Amphimixis ausdrücklich betont, dass man einer Theilung keineswegs immer äusserlich ansehn könne, ob sie eine Reductionstheilung oder eine Aequationstheilung ist. Mir scheint es übrigens, dass man sehr wohl ohne den Ausdruck Aequationstheilung auskommen kann, da eine Theilung äusserlich eine Aequationstheilung zu sein scheint, in Wirklichkeit aber eine Reductionstheilung ist.

Zur Zeit, als Rückert seine Copepodenstudien anstellte, war in erster Linie die Frage zu entscheiden: findet die Reduction in der Reifephase, in dem Keimbläschenstadium (in der Periode II) oder schon früher statt? Erst nachdem Rückert für seine Copepoden die Ansicht der Freiburger Zoologen bestätigen musste, dass thatsächlich während der Reifephase die Reduction zum Vollzug kommt, trat die Frage heran, sind beide Theilungen Reductionstheilungen oder nur die letzte?

Dass die Entscheidung dieser Frage bis zu einem gewissen Grade Geschmackssache ist, habe ich in meiner Salamandra-Arbeit verschiedentlich betont, doch scheinen diese Stellen Rückert entgangen zu sein. Dass eine Umcombinirung der Ide der Idanten vor der ersten Theilung sicherlich nicht stattfinden kann, hat Rückert nicht beweisen können. Da nun aber genannter Autor selbst betont, dass die Quergliederung der Stäbe bei der zweiten Theilung bei Cyclops nicht immer in der Mitte erfolgt, sondern sehr wechselnde Stellen der Doppelstäbe befällt, ist eine Umcombinirung der Ide auch bei der zweiten Theilung möglich und dies ist für die Weismann'sche Auffassung bekanntlich von grosser Wichtigkeit. Wo aber in Wirklichkeit die Umcombinirung stattfindet ist ganz gleichgültig, wenn sie überhaupt nur stattfindet, und die Möglichkeit hierfür muss eben bis auf Weiteres zugegeben werden.

Auch im parthenogenetischen Ei vom Artemia wird, sagt Rückert, die Verdoppelung der Chromosomen nicht die Bedeutung haben, die ihr Weismann zuschreibt, weil sich das Chromatin hier, wie die neuesten Untersuchungen ergeben, ganz in der gleichen Weise für die Richtungstheilung vorbereitet, wie im befruchtungsbedürftigen Ei. „Da die erste Richtungstheilung hier höchst wahrscheinlich (!) wie bei Cyclops eine Aequationstheilung und keine Reductionstheilung ist, so wird (!) sie auch keine Veränderung in der Zusammensetzung des Keimplasmas bewirken können.“ Wie bei den befruchtungsbedürftigen Eiern finden sich auch bei Artemia Vierergruppen vor, doch kann man diesen Kugelchromosomen nicht ansehn, in welcher Anordnung sie im Aequator sich aufstellen. Ich hatte mich N. 11c pag. 137 über die Deutung dieser Vorgänge wie folgt ausgesprochen: „Wer die erste Theilung der Reifungsperiode in der Ovogenese und Spermatogenese als Reductionstheilung auffasst, wird auch die Richtungskörperbildung parthenogenetischer Eier als Reductionstheilung ansprechen, wer aber nur die zweite Theilung der Reifungsperiode als Reductionstheilung ansieht, oder eine solche für beide Theilungen in Abrede stellt, wird auch eine Reduction bei der Bildung der Richtungsspindel parthenogenetischer Eier in Abrede stellen.“ Da nun Rückert an vielen Stellen seiner beiden letzten Publicationen mit Nachdruck hervorhebt, dass nur die zweite Theilung in der Ei- und Samenreife eine Reductionstheilung ist, die erste dagegen eine gewöhnliche Aequationsthei-

lung, so ergiebt sich von selbst, dass nach diesem Autor bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern z. B. bei Artemia auch die eine Reifetheilung keine Reductionstheilung sein kann. Der Umstand, dass auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern Vierergruppen gefunden werden, wie es Brauer für Artemia constatirte, ein Befund, den ich bestätigen konnte, scheint mir gerade darauf hinzuweisen, dass die complicirten Vorgänge, welche stets die erste Theilung der Reifephase vorbereiten, von einer principiellen Bedeutung sein müssen und dass diese erste Theilung weder in der Samen- noch Eireife, weder bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern als bei befruchtungsbedürftigen eine gewöhnliche Aequationstheilung ist. Rückert hat uns auch für Artemia keine Erklärung dieser Theilung gegeben und ich meine, die wäre hier besonders am Platze gewesen. Mit Ausdrücken es wird so sein oder höchst wahrscheinlich ist absolut nichts gewonnen. Dass bei Artemia die Verdoppelung der Chromosomen nicht die Bedeutung haben wird, wie sie von Weismann angenommen wird, hat Rückert keineswegs bewiesen, ebensowenig, dass diese eine Theilung der Reifephase „höchst wahrscheinlich" keine Reductionstheilung ist.

Die Streitfrage, ob die Zahlenreduction im Keimbläschen oder in den Richtungstheilungen vor sich geht, würde nach Rückert dahin zu entscheiden sein, dass beides der Fall ist: „Es setzt der Reduktionsvorgang schon im Keimbläschen ein dadurch, dass eine Querspaltung des Fadens, die sonst am Knäuel auftritt, ausbleibt, oder richtiger gesagt, in unvollständiger Weise vor sich geht. Erst während der Richtungstheilungen selbst, und zwar erst in der zweiten Theilung, wird diese Querspaltung vollendet, indem gleichzeitig die Querstücke gegen die beiden Spindelpole von einander geschieden werden. Damit gelangt die schon im Keimbläschen eingeleitete Reduktion zum Vollzug.

Die vor der Befruchtung stattfindende Zahlenreduktion der Chromosomen käme somit durch das Zusammenwirken zweier Vorgänge zu Stande.

1) Sie wird eingeleitet vor der Reifung, vielleicht schon in den Ovo- und Spermatogonien, durch den Ausfall einer Quertheilung des Chromatinknäuels, infolge dessen je zwei Chromosomen mit einander verkettet bleiben.

2) Sie kommt zum Vollzug in der zweiten Reifungsspindel dadurch, dass diese beiden Chromosomen auf die Pole vertheilt werden.

Der Umstand, dass zwei verschiedene, der Zeit nach erheblich von einander getrennte Faktoren zusammenwirkend die Reduktion zu Stande bringen, erklärt auch die Meinungsverschiedenheiten, die sich, scheinbar so unversöhnlich, in dieser wichtigen Frage gegenüber stehen: Boveri hatte nur den ersten Akt im Auge, indem er die Reduktion in das Keimbläschen verlegte, Weismann nur den zweiten, indem er sie durch die Reifungstheilungen allein geschehen liess. Die Wahrheit liegt auch hier wieder einmal in der Mitte, und ist eine Versöhnung der beiderlei Anschauungen auf dem angedeuteten Wege möglich."

Dieser Vermittlungsversuch zwischen Boveri und Weismann scheint mir nicht besonders glücklich zu sein. Welche Ansicht überhaupt Boveri zur Zeit über die Reduktionsfrage hat ist unbekannt, da genannter Autor sich seit einer Reihe von Jahren trotz der verschiedensten Angriffe nicht mehr über diese Frage ausgesprochen hat; soviel aber steht fest, dass die letzte Auffassung dieses Forschers, dass die Chromatinreduktion bereits in Periode II (Keimbläschenstadium) durch Chromatinatrophie vor sich geht, völlig unhaltbar ist. Wenn nun aber die Reduktion, die nach Rückert in der letzten Theilung der Reifephase zum Vollzug kommt, bereits im Keimbläschenstadium, ja vielleicht schon in den Ovo- und Spermatogonien einsetzt, bleibt die Bedeutung der ersten Theilung der Reifephase, die nach diesem Autor eine gewöhnliche Aequationstheilung sein soll, völlig unverständlich. Dass sich noch eine Aequationstheilung einschieben soll, nachdem die Reduktion bereits eingesetzt hat, ist schon a priori unwahrscheinlich. Es gehört ferner die so früh erfolgende Längsspaltung des Chromatinfadens nach Rückert's eigenen Befunden zur ersten Theilung, der angeblichen Aequationstheilung. Wo die Reduktion einsetzt ist eine Frage, über welche man sich streiten kann, welche aber eigentlich ziemlich gleichgültig ist, da die Hauptsache die ist, wo kommt die Reduktion zum Vollzug. Nach Boveri sollte dieselbe in der Periode II erfolgen und die beiden Theilungen der Periode III wären gewöhnliche Mitosen ohne principielle Bedeutung. Rückert hat nun aber selbst die Auffassung der Freiburger Zoologen bestätigt, nach welcher die Reduktion in der Periode III vollzogen wird.

Was nun die empirischen Befunde Rückert's bei Selachiern angeht, die in diesem Aufsatze fast gar nicht besprochen wurden, so giebt dieser Autor selbst zu, dass dieselben für das Reduktions-

problem ebensowenig entscheidend sein können, wie die Beobachtungen Henkings bei Insekten, „da in keinem dieser Fälle constatirt ist, wie die in reducirter Zahl auftretenden Vierergruppen entstehn". Bei Selachiern habe ich (sagt Rückert) nicht mehr als eine einzige Längsspaltung der Fäden gefunden, aber mit diesem negativen Ergebniss allein ist nichts bewiesen.

Ich möchte übrigens hier nicht zu erwähnen unterlassen, dass der Ausdruck der in reducirter Zahl auftretenden Vierergruppen (oder Chromatinportionen) streng genommen gar nicht richtig ist. Die Vierer treten überhaupt nur einmal im Verlauf der Ei- und Samenreife auf und können folglich nicht in reducirter Zahl auftreten.

Wenn ich nun auch mancher Deutung Rückert's nicht beistimmen kann, gebe ich gern zu, dass die Untersuchungen dieses Autors und zumal seine Copepodenforschungen für die Entscheidung der Reduktionsfrage von grosser Wichtigkeit sind, da jetzt die Entstehung der Vierergruppen wenigstens bei Arthropoden und Vertebraten durch nur einmalige Längsspaltung endgültig bewiesen ist. Leider aber hat Rückert die übrigen Phasen der Eireife nicht beschrieben und zu einer definitiven Entscheidung der Gesammtfrage von der Chromatinreduktion müssen unbedingt alle Stadien der Samen- und Eireife mit genauer Zahlenangabe der Chromosomen vorgeführt werden, ja es ist wünschenswerth das erste Auftreten der Sexualzellen bereits sorgfältig zu studiren, da bereits hier, wie Häcker für Cyclops zeigen konnte, die scheinbar reducirte Chromosomenzahl gefunden werden kann. Wenn thunlich sollten auch die ersten Furchungsstadien mit in den Bereich der Untersuchung gezogen werden.

Auf eine Diskussion anderer in neuester Zeit über die Reduktionsfrage erschienenen Arbeiten will ich hier nicht eintreten, da ich in nächster Zeit wieder auf dasselbe Thema zurückkommen werde, um ausser neuen eigenen empirischen Befunden über die Ei- und Samenreife verschiedener Vertebraten und Evertebraten die Gesammtfrage noch einmal kritisch zu besprechen. Eine eingehendere Berücksichtigung des von Rückert der Reduktionsfrage gegenüber eingenommenen Standpunktes schien mir für vorstehenden Aufsatz um so mehr geboten, als ich mich davon überzeugt habe, dass mancher unparteiische Leser des Rückert'schen Referates über die Leistungen der Autoren auf dem Gebiete der Reduktionsfrage keineswegs das richtise Bild gewonnen hat.

Neapel, Juni 1895.

Nachschrift.

Häcker hält in einer mittlerweile erschienenen Arbeit (Die Vorstadien der Eireifung, Archiv. für mikr. Anat. Bd. 45 1895), auf welche ich pag. 199 hinwies, die Richtigkeit seiner auf Cyclops strenuus bezüglichen Beobachtungen und ihrer Deutung im Wesentlichen trotz der Einwände Rückert's aufrecht. Auch bei Canthocamptus fand Häcker einen doppelten Modus der Eireife. Bei der pelagischen Form von Cyclops strenuus würden wie bei dem ersten Eireifungsmodus von Canthocamptus unter einfacher Zerlegung des Doppelfadens definitive Vierergruppen gebildet (welche allerdings gegenüber den hypothetischen „definitiven Vierergruppen" der Tuempelform Elemente höherer Ordnung darstellen); bei der Tuempelform dagegen trete entsprechend dem zweiten bei Canthocamptus auftretenden Modus die Bildung von Vierergruppen en gros oder „Vierergruppengerüsten" in Form von Doppelwinkeln ein. Da ich selbst Cyclops strenuus und Canthocamptus nicht in genügender Zahl untersucht habe, darf ich mir einstweilen kein entscheidendes Urtheil in der zwischen Häcker und Rückert bestehenden Meinungsverschiedenheiten erlauben. Ein näheres Eingehen auf die Häcker'sche Arbeit ist hier leider nicht mehr möglich.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI, VII u. VIII.

Sämmtliche Figuren sind mit Seibert's Apochrom. Homog. Immersion 1,5 mm, Apert. 1,30 Oc. 8 gezeichnet, und ich rechnete die Vergrösserung mit genauer Berücksichtigung der Höhe des Zeichentisches auf ca. 1334 aus. Fig. 1—14 der Tafel VI beziehn sich auf die Samenreife von Gryllotalpa vulgaris, einige Figuren wurden aus meiner früheren Arbeit übernommen und denselben ist in Klammern die alte Nummer neben der neuen beigefügt. Fig. 15—22 zeigen die Entstehung der Ringe und Vierergruppen sowie die Reifetheilungen in der Samenbildung von Rana. Auf Tafel VII sehn wir die wichtigsten Phasen der Eireife von Euchaeta marina, während auf Tafel VIII einige wichtige Bilder der Eireife von Anomalocera patersonii Fig. 32—34, Euchaeta hebes Fig. 35, Pleuromma abdominale Fig. 38, Pleuromma gracile Fig. 36 u. 37 und Eucalanus attenuatus Fig. 39 dargestellt werden. Fig. 32 u. 33 sind durch den Lithographen auf die Hälfte verkleinert worden.

Fig. 1 (Fig. 9). Eine rosettenförmig angeordnete Gruppe von Samen-

mutterzellen mit bläschenförmigen Kernen im Ruhestadium gegen Ende der Wachsthumsperiode (Periode II).

Fig. 2 (Fig. 10) und Fig. 3 (Fig. 11). Samenmutterzelle in der Prophase der Theilung, eine Längsspaltung ist noch nicht sichtbar, doch liegen in Figur 3 bereits zwei Centrosomen ausserhalb der Kerne im Cytoplasma, während die Nucleolen noch beide deutlich sichtbar sind.

Fig. 4 (Fig. 12). Knäuelstadium mit deutlicher Längsspaltung des Chromatinfadens vor der Quertheilung. Nur noch ein Nucleolus sichtbar. Die Centrosomen zeigen eine Lininverbindung, wodurch die Figur einer extranucleären Spindelbildung entsteht.

Fig. 5a (13b). Der längsgespaltene Knäuel ist in 6 längsgespaltene Segmente durch Quertheilung zerlegt, die Segmente sind schwach gebogen.

Fig. 5b (neu). Wie 5a, doch sind die Segmente stärker gebogen.

Fig. 5c (13c). Wie 5a u. 5b, die Segmente haben hufeisenförmige Gestalt.

Fig. 6 (neu). Die durch die Längsspaltung entstandenen Schwesterfäden jedes Segmentes sind an den früher freien Enden verlöthet, die Spalthälften haben sich weiter von einander entfernt und es sind Achterfiguren und unregelmässige Ringe entstanden.

Fig. 7 (13d mit geringer Veränderung). Ringstadium durch Contraction aus Fig. 6 entstanden.

Fig. 8 (neu). In den Ringen sieht man je vier Anschwellungen, auf welche sich allmählich das gesammte Chromatin zurückzieht, so dass zwischen den kugel- oder sternchenförmigen Anschwellungen schliesslich nur eine Lininverbindung übrig bleibt.

Fig. 9 (Fig. 14) und Fig. 10 (Fig. 15). Aus jedem Ring haben sich in der in Fig. 8 dargestellten Weise 4 Chromosome (Vierergruppe) herausdifferencirt, in Fig. 9 etwas schematisirt nach einem Zupfpräparat, in Fig. 10 nach einem Schnitt naturgetreu wiedergegeben.

Fig. 11. Die Vierergruppen stehen in einer Spindelfigur vor ihrer Anordnung in dem Aequator. Seitenansicht.

Fig. 12. Wie Fig. 11 in der Polansicht.

Fig. 13 (Fig. 19). Seitenansicht der ersten Reifungsspindel.

Fig. 14 (Fig. 18). Polansicht auf den Aequator der ersten Reifungsspindel.

Fig. 15—22 beziehn sich auf die Samenreife von Rana fusca. (?)

Fig. 15. Der durch Längsspaltung entstandene Doppelfaden ist durch Quertheilung in 12 Segmente zerfallen, die an ihren freien Enden zum Theil eine Verlöthung erkennen lassen und zum Theil Ringe gebildet haben.

Fig. 16. Ringstadium mit erkennbarer Viertheilung.

Fig. 17. Von den Ringen sind nur die oberen Hälften, die eine deutliche Zweitheilung verrathen, sichtbar, da die unteren durch

dieselben verdeckt werden. Kurz vor der Aufstellung im Aequator der ersten Reifungstheilung.

Fig. 18. Erste Reifungstheilung von der Seitenansicht, von jeder Vierergruppe nur eine Hälfte sichtbar.

Fig. 19. Polansicht auf den Aequator der ersten Reifungstheilung.

Fig. 20. Seitenansicht der ersten Reifungstheilung nach der Trennung der Tochterplatten.

Fig. 21. Seitenansicht und Fig. 22 Polansicht der zweiten Reifungstheilung. Jede Enkelzelle (Spermatid) hat 12 Chromosomen.

Fig. 23—31 beziehn sich auf die Eireife von Euchaeta marina.

Fig. 23. Dispirem einer letzten Theilung der Ureizellen mit deutlicher Längsspaltung.

Fig. 24. Beginn der Wachsthumsphase.

Fig. 25. Die längsgespaltenen Chromosomen sind gross und dick, sie sind nicht mehr völlig stäbchenförmig, sondern leicht gebogen. 2 Nucleolen sind sichtbar, ebenso neben dem Kern 2 Centrosomen.

Fig. 26. Die längsgespaltenen Chromosomen sind winklich geknickt, eine Verbindung an den meist angeschwollenen Enden der Schwesterdoppelsegmente findet nicht statt, die Spalthälften bleiben auch fernerhin dicht bei einander liegen. Nucleolen treten in grösserer Zahl auf. Das Chromatin verliert mehr und mehr seine Färbbarkeit.

Fig. 27. Das Keimbläschen hat den Höhepunkt seiner Grösse erreicht, die Chromosomen sind lang, weniger geknickt und überaus blass.

Fig. 28. Die Färbbarkeit der Chromosomen hat wieder zugenommen und das Keimbläschen ist wieder kleiner geworden. Mittlerweile hat sich der Dotter gebildet.

Fig. 29. Die Chromosomen sind ebenso wie das Keimbläschen kleiner geworden und sind leicht winklig geknickt.

Fig. 30. Die Chromosomen haben grösstentheils ihre Knickung verloren, sie strecken sich und an der früheren Knickungsstelle erfolgt ein Durchbruch. Es sind Vierergruppen von Stäbchen entstanden.

Fig. 31. Die stäbchenförmigen Chromosomen haben sich auf Kugelform zusammengezogen und die Vierer rücken allmählich in den Aequator der ersten Richtungsspindel, die in dieser Figur abgebildet ist. An jedem Spindelpol befinden sich 2 Centrosomen, die einen verschiedenen Abstand von einander haben. Eine Polstrahlung fehlt.

Fig. 32—34 beziehn sich auf die Entstehung der Ringe und Vierer in der Eireife von Anomalocera patersonii.

Fig. 32. Durch eine Verlöthung der Enden der 16 Schwesterdoppelsegmente sind 16 grosse Ringe von verschiedener Form, die häufig Achtertouren zeigen, entstanden. (Auf die Hälfte verkleinert.)

Fig. 33. Die grossen Ringe haben sich zu kleinen contrahirt, welche eine Viertheiligkeit erkennen lassen. (Auf die Hälfte verkleinert.)

Fig. 34. Die Vierer haben sich im Aequator der ersten Richtungsspindel aufgestellt. 2 Centrosomen an jedem Pol.

Fig. 35. Erste Richtungsspindel von Euchaeta hebes. Diese Abbildung wurde nach einem Präparat von Dr. Giesbrecht gezeichnet. Centrosomen waren vermuthlich in Folge der einfachen Conservirung und Färbung nicht sichtbar.

Fig. 36 u. 37. Erste Richtungsspindel von Pleuromma gracile.

Fig. 38. Erste Richtungsspindel von Pleuromma abdominale.

Fig. 39. Erste Richtungsspindel von Eucalanus attenuatus.

Literatur-Verzeichniss.

In dem nachstehenden Verzeichniss sind nur diejenigen Arbeiten über die Reductionsfrage aufgeführt, die im Texte des Aufsatzes besprochen werden. In Betreff der übrigen hierhergehörigen Arbeiten verweise ich auf das ausführliche Literaturverzeichniss, welches Rückert in seinem Referate über die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen (Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickl. Bd. III Wiesbaden 1894) zusammengestellt hat.

1. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gund 1883.
2. Boveri, a) Zellenstudien. Jenaische Zeitschr. 1887–1890. — b) Referat über „Befruchtung". Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (Merkel u. Bonnet). Bd. I. 1894. Wiesbaden 1892. — c) Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. der Gesellsch. für Morphologie u. Physiologie. München. Bd. VIII. 1892.
3. Brauer, a) Ueber das Ei von Branchipus. Abh. d. Preuss. Akad. d. Wiss., Berlin 1892. — b) Zur Kenntniss des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Zool. Anz., XVI, 1893. — c) Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893. — d) Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XLIII.
4. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887. — Vergl. ferner Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVI, 1876, Bd. XVIII, 1880, Bd. XX, 1881. Referat über die Zelle für 91, 92 u. 93. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel u. Bonnet Bd. I. 1892, Bd. II, 1893, Bd. III 1894.
5. Häcker, a) Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Bd. V. 1892. — b) Die Kerntheilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892. — c) Die heterotypische Kerntheilung im Cyklus der generativen Zellen. Ber. der Naturf. Gesellsch. Freiburg. Bd.

VI. 1892. — d) Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. Ueber die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen. Archiv f. mikr. Anat. 1893. Bd. XLI. II. Ueber die Funktion des Hauptnucleolus etc. Ibidem 1893. — e) Ueber generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kerntheilungsbilder. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIII. — f) The Reduction of the Chromosomes in the Sexual Cells as described by Botanists, Annals of Botany. Vol. IX. 1895.

6. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XLIX. 1890, LI. 1891, LIV. 1892.
7. Herla, Étude des variations de la Mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Archives de Biologie. Tome. XIII. 1893.
8. Hermann, a) Beiträge zur Histol. des Hodens. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIV, 1. Heft. — b) Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXVII.
9. O. Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
10. Ishikawa, Studies of Reproductive Elements. I. Spermatogenesis, Ovogenesis and Fertilisation in Diaptomus Sp. Reprinted from the Journal of the College of Science, Imperial University, Japan. Vol. V. Pt. I. 1891.
11. vom Rath, a) Ueber die Reduction der chromatischen Elemente in der Samenbildung von Gryllotalpa. Berichte d. naturf. Gesellschaft Freiburg, Bd. VI, Heft 9, 1891. — b) Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XL, 1892. — c) Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra mac. I u. II. Zeitschr. f. wiss. Zool., LVII. Bd., Heft 1, 1893. — d) Ueber die Konstanz der Chromosomenzahl bei Thieren. Biolog. Centralblatt, Bd. XIV. 1894.
12. Rückert, a) Zur Entwicklungsgeschichte d. Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892. — b) Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz. 8. Jahrg. 1892. — c) Zur Eireifung bei Copepoden. Anatom. Hefte I. Abth., XII. Heft 1894. — d) Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen, Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. III. Wiesbaden 1894.
13. Strasburger, a) The Periodic Reduction of the number of the Chromosomes in the Life-History of Living Organisms, Ann. of Bot. 1894. — b) Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biolog. Centralblatt 1894.
14. Weismann, a) Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891. — b) Das Keimplasma. Jena 1892.

Ueber die sogenannten Epithelkörper (Glandulae parathyreoideae) in der seitlichen Nachbarschaft der Schilddrüse und der Umgebung der Arteria carotis der Säuger und des Menschen.

Von

Dr. med. **Alfred Schaper,**
Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut der Universität Zürich.

Hierzu Tafel IX.

Im Jahre 1880 entdeckte Sandström (18) beiderseits in unmittelbarer Nähe der Schilddrüse des Menschen und einiger Säuger ein eigenthümliches epitheliales Organ, das er als eine beständige und stets paarig auftretende „Drüse" beschreibt, die durch die Eigenart ihres Baues sich wesentlich von den bereits mehrfach beobachteten Glandulae thyreoideae accessoriae (Verneuil (20), Kadyi (9), Zuckerkandl (22), Madelung (12), Wölfler (21)), unterscheide. Nichtsdestoweniger hält er die in Frage stehenden, hauptsächlich aus Epithelien und Blutgefässen aufgebauten Organe für der Schilddrüse nahe verwandt und ist geneigt, sie als embryonale Entwicklungsstadien frühzeitig abgelöster Keime der ursprünglichen Schilddrüsenanlage zu betrachten. Er gab ihnen daher den Namen Glandulae parathyreoideae. Mit einer physiologischen Erklärung der Organe hält er zurück, doch weist er auf ihre eventuelle Bedeutung für die Pathologie hin, insofern sie zu Neubildungen Veranlassung geben können.

Sandström veröffentlichte seiner Zeit diese Entdeckung nebst den sich daran schliessenden weiteren Beobachtungen in einem Aufsatz unter dem Titel: „Ueber eine neue Drüse beim Menschen und bei verschiedenen Säuge-

thieren". — Trotz des Interesses, was eine sobenannte Arbeit eigentlich a priori bei allen Anatomen hätte hervorrufen sollen, blieb dieselbe dennoch eine geraume Zeit lang fast völlig unberücksichtigt. Auch Baber (1), der ein Jahr später bei einer Untersuchung über den Bau der Schilddrüse jenes Organ beobachtete und beschrieb, hatte keine Kenntniss von der Sandström'schen Entdeckung.

Erst vom Jahre 1892 an wurde in einer Reihe von Mittheilungen Gley's (4) über experimentelle Untersuchungen der Thyreoidectomie und ferner durch die Untersuchungen Cristiani's (3) und Nicolas' (14) der Sandström'schen Arbeit die verdiente Aufmerksamkeit zugewandt. Alle drei Forscher bestätigten zunächst das constante Vorkommen der von Sandström entdeckten epithelialen Organe in der Nachbarschaft der Schilddrüse bei einer Anzahl von Säugern (spec. Nagern und Chiropteren), und Gley verwandte weiterhin diese Befunde zur Erklärung der wechselnden Folgeerscheinungen der Thyreoidectomie bei verschiedenen Thierspecies. Er glaubte nämlich die bei erwachsenen Nagern, besonders beim Kaninchen beobachtete merkwürdige Erscheinung des Nichteintretens der sonst nach Thyreoidectomie gewohnten Kachexie dadurch erklären zu können, dass bei diesen Thieren die Dank ihrer mehr isolirten Lage nicht mit entfernten Glandulae parathyreoideae durch Umwandlung in echtes Schilddrüsengewebe und bedeutende Hypertrophie die Funktionen der ursprünglichen Schilddrüse übernehmen. — Durch solche Befunde würde die ursprünglich Sandström'sche Ansicht von der embryonalen Schilddrüsennatur der Gandulae parathyreoideae eine wesentliche Stütze erhalten, wodurch wir berechtigt wären, dieselben als embyonales Ersatzmaterial für zu Grunde gegangenes oder ausgeschaltetes Drüsengewebe der hyreoidea anzusehen, das im Bedarfsfalle die Funktionen der Schilddrüse zu übernehmen vermag.

So verlockend eine solche Erklärung der physiologischen Bedeutung dieser Gebilde sein mag, so ist sie vorläufig doch mit Vorsicht aufzunehmen, zumal weitere Untersuchungen in dieser Richtung (Moussu (13), Hofmeister (6)) die Correctheit der Gley'schen Beobachtungen in Zweifel gezogen haben, und andererseits eine histologische Umbildung der Para-

thyreoidea zum Typus der eigentlichen Schilddrüse überhaupt noch nicht mit Sicherheit beobachtet wurde.

Zur Gewinnung einer sicheren Basis, auf der sowohl experimentell als deductiv zur Erkenntniss des Wesens und der Bedeutung der in Frage stehenden Organe weitergearbeitet werden kann, ist es nothwendig, zunächst eine gründliche Untersuchung der Entwicklung, sowie eine umfassende Revision der bisherigen theils einander widersprechenden, theils der nöthigen Genauigkeit entbehrenden Beobachtungen über den histologischen Bau und die Lagebeziehung der Glandulae parathyreoideae vorzunehmen und die noch beträchtlichen Lücken unserer anatomischen Kenntnisse darüber auszufüllen.

Einem Theil dieser Aufgabe hat sich nun in jüngster Zeit Alfred Kohn (10) in dankenswerther Weise unterzogen, und ist durch ihn in einem vor Kurzem erschienenen Artikel: „Studien über die Schilddrüse" einerseits mit Erfolg eine kritische Sichtung der bisherigen Beobachtungen über die Glandula parathyreoideae vorgenommen, andererseits durch Mittheilung seiner sorgsamen Untersuchungen über die Struktur und Lagebeziehung dieses Organs zur Schilddrüse unsere Kenntniss darüber in mancher Beziehung bereichert. — Zur genaueren Kenntnissnahme der bezüglichen früheren Litteratur verweise ich auf die umfassende Zusammenstellung derselben in der Kohn'schen Arbeit. Wenn ich dennoch meinem Aufsatz eine kurze litterarische Einleitung voransetzte und mich dadurch vielleicht einer Wiederholung dessen, was durch Kohn in vollständigerer Weise bereits geschehen ist, schuldig mache, so geschah es aus dem Grunde, um auch meinen Leser schneller und leichter über den augenblicklichen Stand unserer Frage zu orientiren.

Gerade die Kohn'sche Arbeit ist es, die mich zu einer noch nachträglichen Veröffentlichung meiner bereits vor einigen Jahren gesammelten Beobachtungen über die Glandulae parathyreoideae anregte. — Wenngleich es sich hierbei seiner Zeit nicht um eine systematische, auf ein bestimmtes Ziel losgehende Untersuchung des betreffenden Organes handelte, so hielt ich es doch bei dem durch die Ergebnisse der jüngsten Arbeiten erhöhten Interesse an diesen epithelialen Gebilden für gerechtfertigt, auch Bruchstücke von Beobachtungen hiermit zur Kenntniss zu bringen, die immerhin dazu dienen mögen, den Grundstock der bisher

gesammelten Erfahrungen zu festigen. — Zudem haben mich letzthin die Resultate Kohn's zu einer Anzahl mir wichtig erscheinender Nachuntersuchungen genöthigt, die mich zum Theil zu Ergebnissen geführt haben, welche zu den bisherigen Angaben in Widerspruch stehen. Dieser Umstand lässt mich um so eher hoffen, im Folgenden etwas Positives zur Erweiterung unserer Kenntnisse über jene räthselhaften Organe beitragen zu können.

Schon in Jahre 1891, als ich mit Untersuchungen über die Glandula carotica beschäftigt war, entdeckte ich gelegentlich beim Suchen nach dieser Drüse an einer herausgeschnittenen Arteria carotis vom Schafe dicht über der Carotisbifurkation ein kleines rothbraunes, etwa 4—5 mm im Durchmesser haltendes Knötchen von rundlicher, leicht abgeplatteter Form und glatter Oberfläche. Ich hielt dasselbe anfangs für eine pathologisch entartete Carotisdrüse, zumal ich letztere an diesem Präparate zufälligerweise nicht fand. Später angefertigte mikroskopische Schnitte durch jenes in Alkohol fixirte Knötchen belehrten mich jedoch, dass ich es in der That mit einem durchaus anderen Gebilde zu thun hatte. Der Anblick des Bildes (Fig. 2 u. 3), das sich mir unter dem Mikroskop bei starker Vergrösserung darbot, überraschte mich einigermaassen. Im ersten Augenblicke wurde ich an die Structur der Schilddrüse erinnert. Eine genauere Betrachtung jedoch ergab, dass wesentliche Abweichungen hiervon bestanden. Die anfangs für Drüsenalveolen gehaltenen Lumina zeigten nämlich sämmtlich eine Auskleidung von Endothel und erwiesen sich somit als Gefässräume capillärer Natur, die hier und da auch noch Reste von Blut enthielten, dessen Formbestandtheile durch die Alkoholfixation allerdings schlecht conservirt waren. Eigentliche Drüsenlumina hingegen waren, abgesehen von vereinzelten unbedeutenden Spalträumen zwischen den Epithelien, nirgends aufzufinden. Ich hatte ein Organ vor mir, das fast ausschliesslich aus Epithelien und weiten Capillargefässen zusammengesetzt war, und zwar derart, dass erstere zu Balken und Strängen aneinandergefügt ein weitläufiges Maschenwerk bildeten, dessen Lücken die vielfach anastomosirenden und sich verflechtenden Capillaren vollständig ausfüllten. — Bindegewebe war äusserst spärlich vertreten und fast nur an der Peripherie des Knötchens nachzuweisen, wo es von der dünnen Kapsel aus entweder als zarte Septen zwischen den Epithelzügen

eine Strecke weit in das Innere vordrang, oder aber die eintretenden Blutgefässe auf kurze Entfernung begleitete. — Solchergestalt blieb mir das Organ zunächst ein Räthsel. Niemand, dem ich das Präparat vorlegte, hatte etwas Derartiges bisher gesehen. Auch in der Litteratur fand ich keinen Aufschluss. Einzig und allein ein Vergleich mit embryonalem Schilddrüsengewebe schien mir annehmbar und liess mich vermuthen, dass es sich in diesen Knötchen vielleicht um abgesprengte, auf embryonalem Zustande verharrende oder atypisch entwickelte Keime solchen Gewebes handele. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen schienen mir zur Klärung dieser Dinge vor allem nothwendig. Einige Anhaltspunkte hierfür fand ich in den Hinweisungen Kölliker's (Entwicklungsgeschichte des Menschen, II. Aufl., Leipzig 1879 pag. 880—82) auf verschiedene von ihm und andern beobachtete räthselhafte drüsenähnliche Organe in der Schlundgegend bei Hühner-, Katzen- und bei Kaninchenembryonen. Es schien mir wohl annehmbar, unter diesen Gebilden vielleicht auch die Anlagen unseres Organes suchen zu dürfen. Vor der Hand jedoch musste ich mich begnügen, das räthselhafte Gebilde mit der Bezeichnung „epitheliales Organ aus der Carotisbifurcation des Schafes“ bei Seite zu legen.

Später erst fiel mir die schon citirte Arbeit Sandström's in die Hände. Nach seinen Ausführungen unterlag es keinem Zweifel, dass die von ihm beschriebene „Drüse“ meinem beim Schafe beobachteten epithelialen Organe homolog war. — Dieser Umstand regte mich zu einer erneuten Untersuchung des Organes an. Hierzu verschaffte ich mir das nöthige Material (1893) im hiesigen Schlachthause in folgender Weise. Bei eben getödteten Schafen und Kälbern wurde die Theilungsstelle der Arteria carotis communis sammt dem umgebenden Bindegewebe herausgeschnitten. Das so isolirte Gefäss befestigte ich mit Nadeln auf einer Korkplatte derart, dass der Theilungswinkel der Arteria carotis communis in die externa und interna etwa 90° bildete und so das zwischen beiden Aesten befindliche Bindegewebe stark ausgespannt wurde. Auf diese Weise gelang es mir leicht, die in dies Gewebe eingebetteten Organe zur Anschauung zu bringen und mit Hülfe von Scheere und Scalpell herauszupräpariren. Bei dieser Art des Vorgehens fand ich nun

in fast allen der untersuchten Carotisbifurcationen und auch in kurzer Entfernung unter derselben am Stamm der Carotis communis eine Anzahl kleiner, meist knötchenförmiger Organe, die sich zum Theil durch Grösse, Beschaffenheit der Oberfläche und Farbe von einander unterschieden. Bei diesem embarras de richesse war ich zunächst nicht im Stande, die gesuchten Epithelkörper ohne Weiteres herauszufinden. Ich brachte daher alle aufzufindenden Knötchen in Sicherheit und fixirte die ein und derselben Carotistheilung angehörigen gemeinschaftlich je in einem besonderen Glase in Sublimat-Kochsalzlösung. Die spätere mikroskopische Untersuchung ergab nun, dass diese Gebilde häufig Organe der verschiedensten Struktur darstellten, indem sich ausser den gesuchten Epithelkörpern isolirte Thymusknötchen und andere lymphoide Organe vorfanden.

Was nun die uns hier ausschliesslich angehenden Epithelkörper betrifft, so belehrten mich zunächst wiederholt vorgenommene Präparationen, dass sie sich stets (wenigstens in normalem Zustande) durch ihre mehr oder weniger glatte Oberfläche charakterisiren, wodurch sie schon makroskopisch von den übrigen Organen der Carotisbifurcation, die sich gewöhnlich durch eine unebene, zur Läppchenbildung neigende Oberfläche kennzeichnen, zu unterscheiden sind. Ihre Farbe variirte zwischen dunkelrothbraun und hellrosa, je nach ihrer histologischen Zusammensetzung oder nach dem Grade der Blutfüllung, wie wir später des Näheren sehen werden. Die Grösse schwankte in den von mir beobachteten Fällen zwischen 2 und 5 mm. Sie bilden vollständig discrete, gegen das umgebende Bindegewebe scharf abgesetzte Knötchen von kugeliger, ovoider und linsenförmiger Gestalt. Makroskopisch ist von einer eigentlichen Kapselbildung des benachbarten Bindegewebes, d. h. von einer concentrischen Anhäufung desselben in der Umgebung der Drüse nichts zu sehen. Häufig jedoch finden wir das Knötchen entweder vollständig oder mit einem mehr oder weniger grossen Segment seines Umfanges eingebettet in ein Klümpchen äusserst dichten und blendend weissen Fettgewebes, aus denen es sich leicht herausschälen lässt.

Was die Regelmässigkeit des Vorkommens der Epithelkörper in dieser Gegend des Halses (wenigstens beim Schafe) anbetrifft, so habe ich unter 10 Fällen bei der angegebenen Me-

thode der Präparation nur zweimal vergeblich danach gesucht; und auch dieser Umstand schliesst nicht aus, dass vielleicht in unmittelbarer Nachbarschaft des herausgeschnittenen Halstheiles diese Drüsen dennoch vorhanden gewesen waren. Somit scheint mir also die Existenz dieser Körper in jener Region, die wir ohne scharfe Begrenzung als die Umgebung der Arteria carotis in der seitlichen Nachbarschaft des Kehlkopfes bezeichnen könnten, eine constante zu sein. Bezüglich der Zahl derselben an jeder Seite des Halses scheinen mir vielfache Variationen vorzukommen. Das relativ geringe Material, das mir zur Verfügung stand, und die fehlende Garantie, dass mir in jedem Falle auch wirklich alle vorhandenen Epithelkörper zur Beobachtung gekommen waren, erlaubt mir nicht, eine zuverlässige Durchschnittsziffer hier anzugeben, doch scheint mir ihr in der Regel multiples Auftreten dadurch wahrscheinlich gemacht, dass ich in der Mehrzahl der von mir untersuchten Fälle zwei oder auch drei der bezüglichen Knötchen allein in der Carotisbifurcation antraf. Dieser Umstand ist von Bedeutung gegenüber den anders lautenden Angaben der übrigen Autoren, worauf ich später zurückkommen werde.

Die Beschaffenheit der histologischen Structur dieser in der Carotistheilung aufgefundenen Organe hat mir die Identität derselben einerseits mit dem von mir im Jahre 1891 beobachteten Gebilde (cf. pag. 242) und andererseits mit jenen epithelialen, bisher unter dem Namen Glandulae parathyreoideae (Sandström) oder Glandules thyroïdiennes (Gley), Glandules thyroïdes (Nicolas) beschriebenen und in der Nähe der Schilddrüse aufgefundenen Organen der übrigen Autoren ausser Zweifelgestellt. — Ehe ich jedoch auf eine nähere Besprechung des histologischen Baues unseres Organes und seiner Lagebeziehungen zu den Nachbarorganen eintrete, sei es mir gestattet, an dieser Stelle die wesentlichsten Resultate der Kohn'schen Untersuchungen kurz zu referiren.

Kohn bringt die von ihm als Epithelkörperchen bezeichneten in Frage stehenden Gebilde übereinstimmend mit den meisten früheren Autoren in enge topographische Beziehung zur Schilddrüse; und zwar unterscheidet er zwei Arten derselben, nämlich äussere und innere Epithelkörperchen

(Hund, Kaninchen, Katze), jenachdem dieselben entweder der Schilddrüse äusserlich anlagern, oder in die Substanz der letzteren vollständig eingeschlossen sind. Er sagt hierüber in seiner Zusammenfassung Folgendes:

„1. An der Schilddrüse aller bis jetzt darauf untersuchten Säugethiere findet man ein äusseres Epithelkörperchen. Dasselbe ist ein constantes paariges Organ und liegt meist an der Aussenfläche der Seitenlappen lose an, ohne mit dem Drüsengewebe in direkten Zusammenhang zu treten. Es besteht aus einem Netzwerk zusammenhängender epithelialer Zellbalken und dazwischen gelagerten gefässführenden Bindegewebssepten.

II. Innerhalb der Seitenlappen der Schilddrüse- — also ebenfalls paarig — kommt bei der Katze (und wahrscheinlich auch bei andern Säugethieren) constant ein ähnlich gebautes Organ, das innere Epithelkörperchen der Schilddrüse vor, welches aber regelmässig mit dem Schilddrüsengewebe continuirliche Verbindungen (Verwachsungen) eingeht."

Für uns kommt hier zunächst nur das äussere Epithelkörperchen Kohn's in Betracht. Ueber dieses schreibt er ausführlicher Folgendes: „Mit Rücksicht auf die vielfachen Schwankungen unterworfenen Lageverhältnisse lassen sich etwa vier Gruppen aufstellen:

1. Das äussere Epithelkörperchen liegt der Schilddrüse nicht an, sondern getrennt von ihr, gewöhnlich etwas unterhalb der Seitenlappen, in einer eigenen aus fibrillärem Bindegewebe gebildeten Kapsel. In diesem Falle ist seine Selbstständigkeit am ausgesprochensten. — So gelagert finden wir es häufig beim Kaninchen.

2. Es liegt der äusseren oder hinteren Fläche der Seitenlappen lose an, durch lockeres Bindegewebe mit deren Kapsel zusammenhängend, sonst in einer besonderen bindegewebigen Umhüllung. Das sind die Fälle, wo das äussere Epithelkörperchen makroskopisch einen kleinen Appendix der Schilddrüse, etwa einem Lymphknötchen oder einer accessorischen Schilddrüse ähnlich sieht und sich auch noch ganz leicht von dieser isoliren lässt. So findet es sich gewöhnlich beim Menschen (an der

Hinterfläche), nicht selten bei der Katze und bisweilen beim Kaninchen (an der Aussenfläche).

3. Es wölbt sich mit seiner Convexität nur oberflächlich in eine seichte Mulde (gewöhnlich der hinteren Fläche) der Seitenlappen ein, während der grössere Theil des Körperchens frei hervorragt und eine kleine Prominenz unter der Drüsenkapsel bildet, von der es nach aussen (hinten) umschlossen wird; gegen die Drüse grenzt es sich durch eine schmale Zone fibrillären Bindegewebes ab, welches an den Seiten mit der Schilddrüsenkapsel verschmilzt. — Ein derartiges Verhältniss ist bei der Katze die Regel, bei der Ratte die Ausnahme.

4. Mehr als das halbe, mitunter das ganze Epithelkörperchen ist in die Aussenflächen der Seitenlappen förmlich eingekeilt. — In dieser Lage trifft man es bei der Maus, Ratte, Meerschweinchen, Hund, seltener auch bei Katze."

„. . . . Vielfache Abweichungen bestehen auch in der Form des äussern Eqithelkörperchens, vorherrschend ist die längliche (Spindelform) nicht selten — besonders beim Menschen — die rundliche und abgeplattete (Linsenform)."

Betreffend den feinern Bau des Organs endlich unterscheidet Kohn drei Haupttypen, die er folgendermaassen charakterisirt:

1. „Das Epithel bildet eine fast compacte, zusammenhängende Zellenmasse ohne Andeutung eines Netzwerkes, welche nur durch wenige gefässführende Septa aus fibrillärem Bindegewebe durchbrochen ist.

2. Das Epithel bildet netzartig zusammenhängende, bald schmälere, bald breitere Balken, zwischen denen sich reichlich gefässführende Bindegewebsepta ausbreiten.

3. Es tritt eine deutliche Läppchenbildung auf. Die Läppchen hängen durch stärkere Bindegewebszüge, in denen grössere Blutgefässe, insbesondere Venen, verlaufen, unter einander zusammen und bestehen ihrerseits wieder aus schmalen, sich verzweigenden und mit einander zusammenhängenden Zellbalken, zwischen denen dünne Septa mit feinen Gefässchen, meist nur Capillaren, eindringen."

Was zunächst die Topographie der in Frage stehenden Organe anbetrifft, so ergiebt sich aus meinen bisherigen Angaben, dass hier eine Differenz zwischen Kohn, Sandström etc.

einerseits und mir andererseits besteht. Kohn und die übrigen Autoren beschreiben sie als beständige Gebilde, die ausschliesslich in unmittelbarer Nähe der Schilddrüse und zwar in einem Falle unterhalb der Seitenlappen, im andern Falle der äussern oder hintern Fläche derselben dicht anliegen, anzutreffen sind. Ich hingegen führte sie als Organe vor, die mit ziemlicher Regelmässigkeit im Theilungswinkel der Arteria carotis und am obersten Abschnitt des Stammes der letztern aufzufinden sind. Wenngleich nun diese Differenz in topographischer Hinsicht bei flüchtiger Betrachtung vielleicht als ziemlich unwesentlich und lediglich auf die verschiedenen Methoden der Untersuchung zurückführbar erscheinen könnte, so ist doch immerhin die Entfernung der Carotisbifurcation von der Schilddrüse (auch beim Schafe) eine relativ so beträchtliche, dass jedenfalls von einer unmittelbaren Anlagerung der Epithelkörperchen an die letztere in den von mir untersuchten Fällen nicht die Rede sein kann.

Für mich lag es nach meinen damaligen Erfahrungen jedenfalls nahe, jene Gebilde, nachdem ich sie einmal durch Zufall in der Carotistheilung entdeckt hatte, sie auch fernerhin immer dort wieder zu suchen und, wie ich gezeigt habe, auch zu finden, zumal mich zunächst weniger ihre engere Lagebeziehung zur Schilddrüse als das Studium ihrer histologischen Structur interessirte. Erst später habe ich, um diese Differenzen zu klären, auch den Lageverhältnissen zwischen Thyreoida und Epithelkörpern meine Aufmerksamkeit zugewandt, worüber ich im Folgenden noch berichten werde.

Weiterhin weichen meine Beobachtungen von denen Kohn's und Sandström's etc. insofern ab, als ich jene Epithelkörper in den meisten der von mir untersuchten Fällen zu mehreren an einer Seite des Halses antraf, währnnd obige Autoren besondern Nachdruck darauf legen, dass sie regelmässig als paariges Organ vorkommen. Nur Nicolas (l. c.) beschreibt zwei auf jeder Seite der Thyreoidea gelegene Knötchen, die er bei der Fledermaus beobachtete. — Durch diese zweite Differenz in unsern Befunden gewinnt auch die erste in verschiedener Hinsicht an Bedeutung, und beide zusammen sind jedenfalls geeignet, um die Ergebnisse früherer Beobachtungen von ganz anderem Standpunkte aus beurtheilen zu lassen und manche derselben direkt in Frage zu ziehen. Es ist von vornherein klar, dass ehe

diese Differenzen nicht beseitigt sind, resp. dieselben nach der einen oder andern Seite hin eine genügende Erklärung gefunden haben, einer präcisen entwicklungsgeschichtlichen und experimentellen Forschung, sowie einer Verwerthung derselben in physiologischer und eventuell pathologischer Richtung vor der Hand der Boden entzogen ist oder zum wenigsten doch die Erfolg versprechende Richtung fehlt. — Bei einem mehrfachen und zerstreuten Vorkommen der Epithelkörper würden die Resultate physiologischer Experimente, wie sie von Gley, Moussu und Hofmeister bisher angestellt wurden, in ganz anderem Lichte erscheinen und in ihrer jetzigen Form jedenfalls werthlos sein. Die Aetiologie der Halsgeschwülste ferner würde durch solches Verhalten jener Organe eine wesentliche Erweiterung erfahren und speciell die Diagnose derselben häufig auf Schwierigkeiten stossen. Vor allem hätten Diagnosen auf Tumor der Carotisdrüse, wie sie in letzter Zeit mehrfach gestellt worden sind, mit besonderer Vorsicht zu geschehen.

Da nun von allen früheren Autoren (mit Ausnahme von Nicolas) das paarige Auftreten der Glandula parathyreoidea in der Nachbarschaft der Schiddrüse mit der gleichen Sicherheit beobachtet und beschrieben ist, wie von mir das multiple Vorkommen derselben in der Umgebung der Carotisbifurcation beim Schaf, so liegt zunächst der Schluss nahe, dass sich beim Schafe diese Organe in Bezug auf ihre Lagerung und ihr Vorkommen eben anders verhalten als bei den übrigen bisher darauf untersuchten Thieren mit Einschluss des Menschen; gleichzeitig aber auch die Möglichkeit, dass überhaupt bei verschiedenen Thierspecies verschiedene Verhältnisse in dieser Richtung obwalten. Weiterhin aber drängt sich uns die Frage auf, ob nicht einerseits beim Schafe jene Organe ausser in der Carotisbifurcation vielleicht gleichzeitig auch in der Nachbarschaft der Schilddrüse vorkommen, und andererseits ob nicht etwa von den früheren Autoren entsprechende Gebilde in den seitlichen Parthien des Halses einfach übersehen wurden.

Die vorher begründete prinzipielle Wichtigkeit der Entscheidung dieser Frage liess es als meine Aufgabe erscheinen, meine früheren Untersuchungen von diesen Gesichtspunkten aus wieder aufzunehmen und zu vervollständigen, vor allem also die Halsorgane des Schafes auf die Lagebeziehungen der Epithel-

körper zur Schilddrüse nochmals zu prüfen und ausserdem auch andere Thiere und speciell den Menschen daraufhin in den Kreis meiner Untersuchungen hineinzubeziehen. — Zu dem Zwecke wurden zunächst bei 8 Schafen die Weichtheile des Halses bis auf die Wirbelsäule jetzt en bloc herausgeschnitten, so dass Luftröhre und Speiseröhre, Kehlkopf und Pharynx, sowie die benachbarten Carotiden bis über die Bifurcation hinaus in ihren natürlichen gegenseitigen Lagebeziehungen verblieben. Die Präparation wurde weiterhin in der Weise vorgenommen, dass zunächst die beim Schafe erst unterhalb des Ringknorpels beginnenden, sich seitlich an der Trachea heraberstreckenden plattspindelförmigen paarigen Schilddrüsenlappen sorgfältig auf das Vorhandensein anliegender oder doch unmittelbar benachbarter Epithelkörper untersucht wurden. Das Resultat war in allen Fällen ein negatives. Einige kleine in der Nähe gelegene Knötchen, die etwa hätten in Frage kommen können, erwiesen die spätere mikroskopische Untersuchung als Lymphknötchen.

Es folgte nun die Durchmusterung der weiteren Umgebung der Schilddrüse. Hier fanden sich nun in der That und zwar in der Nachbarschaft der Carotis communis in mehreren Fällen ein oder zwei 1,5—3 mm im Durchmesser haltende Knötchen, die sich später als Epithelkörper erwiesen. Ich traf sie hier sowohl in der Höhe der Schilddrüse, doch immerhin von dieser durch eine nach Millimetern messende Entfernung getrennt, als auch höher hinauf unterhalb der Bifurcation an. Ausserdem endlich fand ich die Organe auch in den meisten Fällen an dem gewohnten Orte, innerhalb der Carotisbifurcation.

Diesen Befunden entsprechend muss ich also meine früheren Angaben über den Ort des Vorkommens unserer epithelialen Organe dahin corrigiren, dass sie sich nicht ausschliesslich in der Umgebung der Carotisbifurcation finden, sondern ausserdem und gleichzeitig in der Nachbarschaft des Stammes der Carotis communis anzutreffen sind bis herab zur Schilddrüse, wodurch sie also in der That eine gewisse Lagebeziehung zu letzterer gewinnen können, ohne

jedoch mit ihr in engeren Connex zu treten oder eine irgendwie constante typische Anlagerung erkennen zu lassen. — So wenigstens beim *Schaf*. — Von anderen Säugern konnte ich vorläufig nur noch die *Katze* zur Untersuchung herbeiziehen. Ich wählte gerade diese, weil hierüber die ausführlichsten Berichte von *Kohn* vorliegen. Was in dieser Beziehung die Lagebeziehung des Epithelkörpers zur Schilddrüse unbelangt, so kann ich die Angaben *Kohn's* vollständig bestätigen. Ich fand denselben *beiderseits der Hinterfläche der Seitenlappen dicht aufgelagert* und nur leicht über die Oberfläche der letzteren prominirend. — Ich suchte auch in der weiteren Umgebung der Schilddrüse und speciell in der Nachbarschaft der Carotis bis zur Bifurcation hinauf nach homologen Organen. Einige Knötchen, die ich fand und in geeigneter Weise conservirte, erwiesen sich bei nachfolgender mikroskopischer Untersuchung als *Lymph-* und *Thymusknötchen*. — Hierbei muss ich jedoch hervorheben, dass ich nur eine einzige Katze darauf hin untersuchen konnte und dass ausserdem die geringe Grösse des Thieres und die dementsprechende Kleinheit eventueller weiterer epithelialer Organe das Auffinden derselben natürlich sehr misslich machte. Ich möchte deshalb aus diesem einen Falle, wo ich epitheliale Organe in der Umgebung der Carotis nicht auffinden konnte, noch nicht den Schluss ziehen, dass sie an dieser Stelle bei der Katze überhaupt nicht vorkommen. Weitere Untersuchungen haben hierüber noch Gewissheit zu verschaffen.

Endlich unterzog ich auch *menschliches Material* einer Nachprüfung mit besonderer Berücksichtigung des Lagerungsverhältnisses der Epithelkörper zur Glandula thyreoidea. Es standen mir zu diesen Zwecke die Halsorgane dreier Erwachsener, eines dreijährigen Kindes und eines Neugeborenen zur Verfügung. — In allen Fällen fand ich die epithelialen Organe in der von *Sandström* und *Kohn* übereinstimmend als gewöhnlich angegebenen Situation, nämlich in *nächster Nähe der Schilddrüse und zwar an der hintern Fläche der Seitenlappen*; bei einem Erwachsenen allerdings nur auf *einer* Seite. Bei den Erwachsenen fand ich ebenfalls den bisherigen Angaben der Autoren entsprechend hinter jedem Seitenlappen nur *ein einziges* Epithelkörper-

chen. Anders jedoch bei dem Neugeborenen und dem dreijährigen Kinde. Im ersten Falle nämlich gelang es mir, hinter jedem Seitenlappen je zwei und im zweiten Falle linkerseits zwei und rechterseits eins jener in Frage stehenden Organe nachzuweisen. Ja noch mehr, bei dem Neugeborenen fand ich rechterseits dem Stamme der Carotis angelagert dicht unter der Bifurcation noch zwei weitere kleinste Knötchen, die die mikroskopische Untersuchung ebenfalls als Epithelkörper entpuppte.

Durch diese Befunde ist der Nachweis geführt, dass von einem paarigen Auftreten der Epithelkörper und ihrem alleinigen Vorkommen in unmittelbarer Nähe der Schilddrüse im Allgemeinen nicht die Rede sein kann. Wenn die früheren Autoren eine andere Ansicht von diesen Verhältnissen gewannen, so erklärt sich dieser Umstand wohl daraus, dass, nachdem Sandström die Glandula parathyreoideae einmal durch Zufall in unmittelbarer Nähe der Schilddrüse entdeckte, die späteren Forscher sie wahrscheinlich nur an diesem Orte suchten und auch fast immer fanden, da ja, wie es scheint, bei den meisten Thieren wenigstens ein Epithelkörperchen dem Seitenlappen der Schilddrüse mit einer gewissen Regelmässigkeit anlagert. Die Knötchen der weiteren Umgebung der Schilddrüse wurden bei diesem Untersuchungsmodus übersehen. Man begnügte sich damit, wenn man an jeder Seite der Thyreoideae ein Epithelkörperchen gefunden hatte, und wurde dadurch verleitet, das paarige Vorkommen derselben als die Regel hinzustellen.

Wenngleich nun meine Befunde durchaus nicht hinreichend sind, um für alle Fälle das multiple Vorkommen der Epithelkörper als gesichert hinzustellen, so geben sie uns doch wenigstens Zeugniss dafür, dass die Zahl jener Organe nicht immer eine gesetzmässige ist und ihr Vorkommen auf einen grösseren Bezirk in der seitlichen Halsregion ausgedehnt sein kann. — Diese Thatsache ist für die Deutung des Organs in jeder Beziehung gewiss von nicht zu unterschätzendem Werthe. Welche Consequenzen sich im Einzelnen für die bisherige Auffassung der Epithelkörper daraus ergeben, darüber später noch einige Worte.

Ich wende mich jetzt zunächst zur Beschreibung der histologischen Structur unseres Organes, wobei ich die bezüglichen Präparate vom Schafe zu Grunde lege und zwar deshalb, weil mir einerseits hiervon das meiste und bestconservirte Material zur Verfügung stand, andererseits der Bau der Epithelkörper beim Schafe mir die klarsten und, wie ich glaube, die primitivsten Verhältnisse von allen bisher zur Untersuchung gelangten Säugern mit Einschluss des Menschen darzubieten scheint. — Zur Untersuchung gelangte nur lebensfrisches Material, das in Alkohol abs., Sublimat-Kochsalzlösung und Zenker'scher Flüssigkeit (Kal. bichromic. — Sublimat — Eisessig) fixirt wurde. Die Färbung der Schnitte geschah mit Haematoxylin-Eosin, Haematoxylin-Eisenlack oder Saffranin. Die Schnittdicke betrug 10—15 μ.

Von den drei Haupttypen Kohn's (cf. pag. 247) kamen mir nur zwei zur Beobachtung, wobei es sich entweder um einen compakteren Bau des Organes oder um einen netzartigen Zusammenhang der zu schmäleren oder breiteren Balken vereinigten Epithelien handelte. Eine deutliche Läppchenbildung sah ich niemals, sondern stets bildeten die Organe ein einheitliches, continuirliches und gleichartig zusammenhängendes Ganze.

Was zunächst die feinere Structur der compakt gebauten Epithelkörper (Fig. 1) betrifft, so lässt sich beim Schafe weder eine besondere Randzone noch überhaupt eine bestimmte Anordnung der epithelialen Zellstränge, so wie sie Kohn bei der Katze beschreibt, beobachten. Die Anordnung und Vermischung der verschiedenen Gewebselemente ist durch die ganze Dicke des Organs hindurch vielmehr eine mehr oder weniger gleichartige. Bei der histologischen Zusammensetzung spielen Epithelzellen (ep.) und Blutgefässe, und zwar fast ausschliesslich Capillaren (cap.) bei weitem die Hauptrolle. Das Bindegewebe tritt gegenüber diesen Elementen ganz in den Hintergrund und ist nicht selten nur mit Mühe nachzuweisen. In grösserer Ausdehnung findet es sich eigentlich nur in der Peripherie des Organes, wo es in zusammenhängender Lage eine zarte Kapsel bildet. Von dieser aus dringen vielerorts aber ohne Regel zarte Septen in das Innere vor, die gewöhnlich kleinsten Arterien oder Venen zur Grundlage dienen. Sobald jedoch diese Gefässe sich in Capillaren aufgelöst haben,

verschwindet das Bindegewebe fast ausnahmslos in ihrer Umgebung, sodass die Capillaren unmittelbar den benachbarten Epithelzellen anliegen. Zwar sieht man hier und da von den grösseren Septen aus noch zarte Bindegewebszüge zwischen die Epithelien eindringen und sie gewissermaassen in einzelne Gruppen zerlegen, doch treten diese Faserzüge gegenüber dem Volumen der von ihnen eingeschlossenen Zellhaufen so sehr zurück, dass von einer Auflösung des Organs in Läppchen oder in sogenannte Secundär-Knötchen, wodurch der Bau der Carotisdrüse so sehr gekennzeichnet ist, keine Rede sein kann. Gerade dieses Verhalten, d. h. also mit andern Worten die massige und unmittelbare Zusammenhäufung grosser zelliger Elemente prägt diesen Organen von vorn herein ihren ausgesprochenen epithelialen Charakter auf.

Die Anordnung der zelligen Elemente ist unregelmässig oder jedenfalls doch sehr verschiedenartig; sie steht in gegenseitig bedingender Beziehung zum Verlaufe der Capillaren. Dort, wo eine Capillare eine längere Strecke der Schnittebene durchläuft, trifft man die Zellen gewöhnlich zu Reihen oder Strängen vereinigt das Gefäss in unmittelbarer Berührung begleitend. Nicht selten trifft man so zwei mehr oder weniger parallel verlaufende Capillaren nur durch eine einzige Zellreihe von einander getrennt. Bekommt man eine Capillare im Querschnitt zu Gesicht, so präsentiren sich die benachbarten Epithelien kreisförmig um das Lumen gelagert, dasselbe continuirlich einschliessend. Nur in der unmittelbaren Nachbarschaft von Capillaren und bei gleichzeitig geeigneter Schnittrichtung treffen wir die zelligen Elemente in dieser gesetzmässigen Anordnung. Neben dieser jedoch lassen sich auch grössere Complexe von Zellen beobachten, zwischen denen entweder gar keine Capillaren oder nur kurze schräg getroffene Segmente derselben verlaufen; hier finden wir dann die Epithelien in regelloser Anordnung, häufig wie zu Ballen vereinigt.

Das Aussehen der zelligen Elemente (ep.) ist ein exquisit epitheliales. Die Grösse ist beträchtlich und schwankt zwischen 0,01—0,012 mm im Durchmesser. Der rundliche oder durch gegenseitige Anpassung und Abplattung meist polygonale Zellleib ist von einer zarten Membran umgeben

und besteht aus einem gleichartigen, äusserst feinkörnigen Protoplasma. Letzteres ist höchst empfindlich gegen Reagentien und hat grosse Neigung, sich unter dem Einflusse dieser von der Zellmembram zurückzuziehen oder vacuolenartige Hohlräume in seinem Innern entstehen zu lassen. Nur in günstigsten Fällen geeigneter Fixation bekommt man es in lebenswahrer Form zu sehen. — Der Kern ist gross, von runder oder leicht ovaler Form. Sein Durchmesser beträgt etwa 0,004 mm. Er ist ausgestattet mit einem zarten aber sehr deutlichen Chromatingerüst, das hier und da grössere Anhäufungen von chromatischer Substanz aufweist. Der Chromatingehalt kann in den einzelnen Kernen gelegentlich ausserordentlich variiren. Einen Nucleolus habe ich nicht mit Sicherheit nachweisen können. — In verschiedenen Präparaten, die mit Haematoxylin-Eisenlack gefärbt wurden, fanden sich in einigen Zellen kleinste, tiefschwarz tingirte Körnchen oder Tröpfchen von rundlicher Gestalt im Protoplasma eingeschlossen (Fig. 4 *sc.*). Dieselben Gebilde traf ich auch innerhalb der Capillaren an (Fig. 4 *sc.*). Sie unterscheiden sich hier von den ebenfalls schwarz gefärbten Blutkörperchen durch ihre weit geringere Grösse und ihre nicht immer ganz regelmässige Form. — Besonders bemerkenswerth bei diesen Befunden scheint mir der Umstand, dass in jenen Zellen, deren Protoplasma die bezeichneten Einschlüsse trägt, die zugehörigen Kerne sich fast regelmässig durch ihre Armuth an Chromatin kennzeichnen, die sich so weit steigern kann, dass sich im Innern des Kernes nur noch vereinzelte Brocken chromatischer Substanz vorfinden (Fig. 4 *x*). Der Kern erscheint dadurch fast heller als das umgebende Protoplasma. Alle diese Erscheinungen nebst dem gleichzeitigen Undeutlichwerden der Kernmembran machen durchaus den Eindruck, als ob es sich in diesen Vorgängen um einen Zerfall des Kernes handele und in jenen, im Protoplasma zerstreuten dunkelgefärbten Körnchen um ausgetretene Chromatinpartikel.

Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen treten meist sehr deutlich hervor, wie uns ein Blick auf die Abbildung 1 belehrt. Die Zellen liegen enggeschlossen aneinander und bilden so ein continuirliches Ganzes; sämmtliche Lumina zwischen ihnen erweisen sich bei genauer Prüfung als diejenigen von Blutgefässen und zwar in überwiegender Mehrzahl von Capillaren (*cap.*).

Hier und da allerdings kommen zwischen den Zellen auch kleinere Spalträume und Lücken zur Beobachtung, die scheinbar unvermittelt von der freien Epitheloberfläche begrenzt sind, insofern wenigstens, als von Endothelkernen — meist das einzige sichere Erkennungszeichen der Capillaren bei der engen Vereinigung dieser mit den Epithelien — nicht wahrzunehmen ist. Selbstverständlich aber schliesst ein zufälliges Fehlen solcher Endothelkerne im Bereich eines Lumens die Existenz einer Capillarwand noch nicht aus. Auf der andern Seite jedoch zeichnet sich eine Anzahl dieser zweifelhaften Spalträume (Fig. 1 *x*) durch ihre unregelmässige dreieckige oder polygonale Form aus und weiterhin dadurch, dass die umgebenden Zellen keine regelrechte, gewissermaassen auf das Lumen centrirte Anordnung erkennen lassen. Solche Räume sind meist nur von einer geringeren Zahl (3—4) von Epithelzellen umringt, und machen mir in der That den Eindruck, als ob es sich hier um frei zwischen den Epithelien gelegene Lücken handele. Trotzdem möchte ich es für verfrüht halten, aus diesen Befunden schon weitgehende Schlüsse, etwa auf eine beginnende Bildung von Drüsenlumina zu ziehen, zumal die Möglichkeit nahe liegt, dass wir in diesen Spalträumen lediglich Kunstprodukte der Fixation vor uns haben. Wie dem auch sein möge, vor der Hand geben mir meine Präparate jedenfalls keine sicheren Anhaltspunkte, um diese interstitiellen Räume als die Anlagen von Drüsenlumina ansprechen zu können, zumal von irgendwelchem Secret in ihnen nichts nachzuweisen ist.

Bemerkenswerth ist endlich noch, dass ich innerhalb des Organs, häufig in nicht unbeträchtlicher Menge, ein braunes, feinkörniges Pigment (Fig. 1 *pig.*) in grösserer oder geringerer Ausdehnung angetroffen habe. Ich fand es niemals innerhalb der Epithelzellen selbst, sondern entweder zwischen diesen eingesprengt oder häufiger in der Nachbarschaft von Capillaren und kleinsten Arterien gewöhnlich im Verlauf zarter Bindegewebssepten. Fast regelmässig war das Pigment an Zellen gebunden, deren Protoplasma zahlreiche Fortsätze aussandte.

Der im vorhergehenden Abschnitt besprochene histologische Typus der Epithelkörper scheint mir, soweit meine Erfahrung reicht, beim Schafe der häufigste zu sein. Wenden wir uns nun im Anschluss daran dem zweiten selteneren Typus (Fig. 2 und 3) zu, nämlich demjenigen, wo das Organ aus

einem Netzwerk schmälerer oder breiterer Epithelbalken zusammengesetzt ist, dessen Maschenräume durch enorm weite Capillaren vollständig ausgefüllt werden. Es ist dies jene Form, die mir zuerst im Jahre 1891 aufstiess und mich damals durch ihre Eigenart einigermassen überraschte.

Betrachtet man einen Schnitt durch ein so gestaltetes Organ bei schwacher Vergrösserung, so gewinnt man zunächst den Eindruck eines ausgesprochen cavernösen Gebildes. Man sieht in einem äusserst zierlichen kernreichen Netzwerk zahlreiche grössere und kleinere alveoläre oder lacunäre Räume eingeschlossen. — Bei stärkerer Vergrösserung bietet sich uns ein ganz ungewohntes eigenartiges Bild dar, wie es Figur 2 in naturgetreuer Wiedergabe zeigt. Wir sehen jetzt, dass jenes zarte Netzwerk aufgebaut ist aus grossen protoplasmareichen Zellen, die zu gestreckt oder gewunden verlaufenden, häufig nur einreihigen Strängen vereinigt jene schon bei schwacher Vergrösserung erkennbaren umfangreichen Lücken (*cap.*) umschliessen. Diese Lücken jedoch sind nicht unmittelbar von den anliegenden Epithelien begrenzt, sondern lassen eine zarte mit spindelförmigen oder ovalen Kernen (*end.*) ausgestattete Wandmembran erkennen, welche den genannten Zellen dicht aufliegt. Somit documentiren sie sich in gleicher Weise wie jene Spalträume in den compakter gebauten Epithelkörpern als Lumina von Capillaren, wofür ausserdem das Vorkommen von Blutkörperchen innerhalb derselben spricht. — Die enorme Weite dieser Capillaren hat wohl kaum ihres Gleichen in der normalen Histologie. Selbst die Capillaren der Lunge bleiben beträchtlich dahinter zurück. Welch' ausserordentliche Dimensionen sie stellenweise erreichen können, darüber belehrt uns ein Blick auf die Abbildung 3, die ich speciell zur Illustration dieser Verhältnisse begefügt habe. Der Durchmesser der Capillare *cap.*$_1$ beträgt hier 0,045 mm. Man könnte wohl jene blutführenden Räume in unserm Organ in Hinblick auf die Beschaffenheit ihrer Wandung einerseits und ihre Weite andererseits etwa als lacunäre Capillaren bezeichnen.

Nahm das Bindegewebe schon am Aufbau der compacteren Epithelkörper einen nur geringen Antheil, so tritt es hier noch mehr in den Hintergrund, ja es kann in grossen Abschnitten des Organes, wie beispielsweise in unserer Abbildung

(Fig. 2 und 3), vollständig fehlen. Wir finden es fast nur als äussere Kapsel und in Begleitung der ein- und austretenden Arterien und Venen.

Nerven oder Ganglienzellen konnte ich weder hier noch bei den compakter gebauten Organen nachweisen. Doch sind Nerven bereits von Sacerdotti (17) bei Gelegenheit einer Untersuchung über die Nerven der Schilddrüse beobachtet. Nach ihm verbreiten sie sich in dem interstitiellen Bindegewebe längs der Gefässe, an denen sie sich in Form von Geflechten auflösen.

Stellen wir nach dem Gesagten einen Vergleich an zwischen den beiden geschilderten Typen unserer epithelialen Organe, so werden wir bei genauerer Prüfung der Befunde die Ueberzeugung gewinnen, dass es sich um durchaus homologe Gebilde handelt, deren histologische Differenzen nicht qualitativer, sondern lediglich quantitativer, also jedenfalls nicht principieller Natur sind. In beiden Fällen fehlen eigentliche Drüsenlumina vollständig. Der Charakter der specifischen Zellen ist in jeder Beziehung der gleiche; nur die Grenzen derselben treten beim zweiten Typus häufig nicht mit derselben Schärfe hervor. Die Lagebeziehungen der Zellen zu den Capillaren sind dieselben; Capillarwand und Epithelien liegen unmittelbar an einander. Der einzige auffällige Unterschied beruht eigentlich nur auf der enormen Erweiterung der Capillaren im zweiten Falle und der damit verknüpften charakteristischen Anordnung der Epithelien zu Balken und Strängen, die sich zu jenem zierlichen Netzwerk vereinigen. Auf welche Ursachen diese Differenzen eventuell zurückzuführen sind, darüber später noch einige Worte.

Von besonderem Interesse dürfte endlich noch eine pathologische Entartung unseres Organs sein, die mir ebenfalls beim Schafe zur Beobachtung kam. Die bezüglichen Befunde habe ich in Abbildung 5 und 6 illustrirt. Das Organ lag innerhalb der Carotisbifurcation, hatte eine ovale, stark abgeplattete Form von etwa 7 mm Länge, 4 mm Breite und 2,5 mm Dicke. An Grösse übertraf es alle bisher aufgefundenen. Die Farbe war hellbraun mit einem Stich ins Gelbe. An der Oberfläche zeigten sich einige flache blasenartige Vorsprünge von verschiedener Ausdehnung, im Bereich welcher die Substanz des Knotens leicht durchscheinend erschien. Schon äusserlich machte solchergestalt

das Organ einer cystenartigen Degeneration, eine Vermuthung, die durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt wurde. — Auf einem Schnitt in der Ebene der grössten Ausdehnung des Organes boten sich nämlich Verhältnisse, wie sie uns Figur 5 bei schwacher Vergrösserung zeigt. Wir sehen hier den bei weitem grössten Theil der Schnittfläche eingenommen durch eine Anzahl grösserer und kleinerer cystenartiger Hohlräume (*cy.*), von denen besonders einer eine relativ bedeutende Ausdehnung erreicht. Nur im untern Abschnitt findet sich noch eine zusammenhängende, halbmondförmige Masse compacter Substanz, die sich bei Untersuchung mit stärkerer Vergrösserung (Fig. 6) aus epithelialen Zellen (*ep.*) und Capillaren (*cap.*) zusammengesetzt erwies und alles in allem die gleiche Structur zeigte, wie die vorherbeschriebenen compact gebauten Epithelkörper. Hiermit war also der Nachweis erbracht, dass es sich in dem cystig entarteten Gebildete um ein pathologisch degenerirtes Epithelkörperchen handelte. — Die weitere Untersuchung ergab ferner, dass die Cysten ausgekleidet waren von einem einschichtigen cubischen Epithel (*ep.*), ausgestattet mit fein granulirtem Protoplasma und einem rundlichen chromatinreichen Kern. Dieses Epithel sitzt einer mit spindelförmigen Kernen durchsetzten Membrana propria auf, die der Cyste zunächst ein dichtes Gefüge erkennen lässt, weiter nach aussen jedoch allmählich in ein relativ weitmaschiges fibrilläres Bindegewebe übergeht, das vielerorts vereinzelte atrophische Zellen oder Complexe solcher nebst kleinen Blutgefässen und Capillaren umschliesst. In diesen Zellen haben wir Reste der specifischen Epithelien des Organs vor uns, die durch das wuchernde Bindegewebe abgeschnürt und durch Compression zur Atrophie gebracht wurden. Je weiter wir uns von der Cystenwand entfernen, umsomehr gewinnt das Epithel gegenüber dem Bindegewebe wieder die Oberhand und in den peripheren Parthien des Organs finden sich fast normale Verhältnisse vor, wenngleich wir auch hier noch auf Erscheinungen stossen, die auf eine leichte Compression des Parenchyms durch die benachbarten Cysten zurückzuführen sind und sich namentlich durch eine zur Cystenwand mehr oder weniger concentrisch gerichtete Anordnung der Zellbalken und der zwischen ihnen verlaufenden Capillaren documentiren. Endlich findet sich fast überall in einer gewissen Entfernung von der Cystenwand

eine parallel zu dieser verlaufende schmale Zone dichteren Bindegewebes (Fig. 6 *bg.*), die einer weiteren Bindegewebswucherung nach aussen zu eine Grenze zu setzten scheint, indem jenseits derselben das Parenchym einen normaleren Charakter annimmt. Es macht den Eindruck, als ob hier gewissermaassen eine Abkapselung der cystig degenerirten Theile des Organs gegen die mehr oder weniger normal gebliebenen Parthien stattgefunden hätte. — Der durch die Fixation coagulirte Inhalt der Cysten besteht aus einer mit Eosin sich nur schwach färbenden, feinkörnigen Substanz, in welcher kleinere und grössere unregelmässige Brocken von mehr homogenem Gefüge eingestreut sind. Das Verhalten dieses Sekrets spricht für eine schleimig-seröse Natur desselben. Jedenfalls finden sich für eine Diagnose auf Colloid keinerlei sichere Anhaltspunkte.

Einen Umstand möchte ich hierbei jedoch nicht unerwähnt lassen, dass nämlich die in dem feinkörnig coalugirten Sekret zerstreuten grösseren und kleineren Brocken sich mit Haematoxylin-Eisenlack ebenso intensiv schwarz färben, wie die früher erwähnten im Protoplasma einiger Epithelien und innerhalb der Blutbahnen beobachteten Körnchen oder Tröpfchen. Es wäre selbstverständlich zu weit gegangen, aus diesem Verhalten etwa auf die Identität dieser Gebilde schliessen zu wollen. Immerhin habe ich diese Beobachtung für erwähnenswerth gehalten, um für spätere Untersuchungen die Aufmerksamkeit auf jene Erscheinung zu lenken, die vielleicht doch einiges Licht auf die funktionellen Vorgänge in unserem Organe werfen könnte.

So viel über den feineren Bau der Epithelkörper oder Glandulae parathyreoideae beim Schafe. — Was weiterhin die Resultate meiner jüngsten Untersuchungen an der Katze und speciell am Menschen anbetrifft, so habe ich die zwischen den übrigen Autoren und mir bestehenden Differenzen in Bezug auf das Vorkommen und die Lagerung der Organe schon früher eingehend erläutert. Es bleibt jedoch noch übrig, auch in histologischer Beziehung einige vergleichende Betrachtungen anzustellen. — Wenn wir entsprechende Präparate von Mensch, Schaf und Katze neben einander betrachten, so treten uns zunächt mancherlei nicht unwesentliche Verschiedenheiten entgegen, die sich in extremsten Fällen soweit steigern können, dass wir bei flüchtiger Beobachtung die Organe kaum als iden-

tisch anerkennen möchten. Erst eine genauere Analyse der histologischen Structur wird uns den gemeinsamen Bauplan und die Gleichwerthigkeit der sie zusammensetzenden Elemente erkennen lassen. Auch hier beruhen ähnlich wie bei den verschiedenen Typen des Organs ein und derselben Thierspecies die zunächt ins Auge fallenden Verschiedenheiten mehr auf quantitativen Differenzen in der Betheiligung der einzelnen Gewebselemente und einer dadurch bedingten Umgestaltung der gröberen Anordnung derselben, als auf qualitativen Eigenschaften der Elemente selbst. — Es ist hier besonders die Verbreitung des Bindegewebes durch das Organ hindurch, welche charakteristische Unterschiede zwischen den Epithelkörpern des Menschen und der Katze einerseits und denen des Schafes andererseits bedingt. Während, wie ich früher wiederholt hervorhob, das Bindegewebe beim Aufbau der Glandula parathyreoidea des Schafes eine fast verschwindende Rolle spielt, bildet es in den entsprechenden Organen des Menschen und der Katze (so weit ich es beobachten konnte) stets einen integrirenden Bestandtheil. So sind denn die bei letzterer von Kohn unterschiedenen histologischen Typen, wie mir scheint, hauptsächlich auf die Menge des Bindegewebes und die Anordnung desselben zu den epithelialen Elementen des Organes basirt. Insofern sind die von mir beim Schafe aufgestellten Typen den Kohn'schen nicht ganz gleichwerthig, indem hier ja die Differenzen im Bauplan fast ausschliesslich auf das Verhältniss der Epithelien zu den Capillaren und besonders auf die Weite der letzteren zurückzuführen sind.

Besonders weitgehende Unterschiede in Bezug auf die Verbreitung des Bindegewebes innerhalb der Epithelkörper habe ich beim Menschen gefunden. Von einem Zustande geringster Betheiligung desselben, der der Structur der compact gewordenen Organe beim Schafe noch sehr nahe kommt, bis zu einer Zerlegung der Drüse in zahlreiche, regellos gelagerte runde Läppchen durch breite zwischengeschobene Bindegewebszüge habe ich alle Uebergänge beobachten können. — Beim Schafe sah ich niemals einen Zerfall des Organs in einzelne Läppchen.

Was ferner die Capillaren anbetrifft, die nach meinen Befunden einen sehr wesentlichen Antheil an dem typischen Aufbau des Organes nehmen, so zeigen sich auch hier mancherlei

Verschiedenheiten, besonders in Bezug auf ihre Weite. So enorme Lumina derselben, wie ich sie in einzelnen Fällen beim Schafe antraf, finden sich weder beim Menschen noch bei der Katze und, wie es scheint, auch nicht bei den übrigen bisher untersuchten Säugern, da wenigstens kein Autor darüber berichtet hat. Doch finden sich ja in dieser Beziehung nicht nur wesentliche Unterschiede zwischen den einzelnen Thierspecies, sondern, wie beim Schafe besonders hervorgehoben, auch schon innerhalb der gleichen Species, ja sogar zwischen den einzelnen Epithelkörpern desselben Individuums. — Es ist natürlich, dass bis zu einem gewissen Grade der jeweilige Blutfüllungszustand des Organes im Momente der Fixation die Veranlassung zu solchen Unterschieden geben kann, auf der andern Seite jedoch sind sie zweifellos als charakteristische Abweichungen der einzelnen Thierspecies anzusehen. So scheinen die Capillaren bei der Katze niemals eine bedeutendere Weite zu besitzen und im äussersten Falle kaum jenes Kaliber zu erreichen, das beim Schafe beispielsweise als die unterste Grenze anzusehen ist. Beim Menschen sind sie relativ weiter, doch gingen sie in den von mir beobachteten Fällen nie über das Maass hinaus, welches als Durchschnitt bei den compakt gebauten Organen des Schafes sich findet. Dass vielleicht auch functionelle Factoren bei diesen Kaliberdifferenzen der Capillaren in Betracht kommen, scheint mir zwar naheliegend, doch wage ich vor der Hand darüber nichts Bestimmteres zu äussern.

Trotz dieser bisweilen recht beträchtlichen Unterschiede in der Weite der Haargefässe, die sich soweit steigern können, dass der histologische Typus des Organes dadurch wesentlich umgestaltet wird, ist doch in den Beziehungen der Capillaren zu den benachbarten Zellen ein sich imer gleichbleibendes Verhalten zu constatiren, insofern als die Capillaren in jedem Falle in unmittelbarster Berührung mit diesen sich finden, so dass Capillarwand und Zellmembran häufig ein verschmolzenes Ganze zu bilden scheinen. Ich habe auf dieses Verhalten mein specielles Augenmerk gerichtet und kann aus dem Grunde die Abbildung Kohn's (l. c. Taf. XXIV, Fig. 5) nicht gelten lassen, wo er die Capillaren gleichsam in der Luft schwebend zwischen die Epithelbalken einzeichnet. Es handelt sich hier zweifellos um Erscheinungen einer mangelhaften Fixation. Aehn-

liche Bilder bekam ich zu Gesicht bei altem, schlecht conservirten menschlichen Material.

Um endlich noch die Zellen selbst in Kürze miteinander zu vergleichen, so finden wir auch hier einige Differenzen, die jedoch kaum bedeutungsvoller sind als diejenigen Unterschiede, wie wir sie ganz allgemein in den entsprechenden specifischen Elementen der meisten Organe verschiedener Thierspecies antreffen. Sie variiren sowohl nach der Grösse des Zellleibs und des Kerns als auch nach dem Aussehen des Protoplasmas. — Auch hier wieder finden wir die grösste Uebereinstimmung bei Mensch und Schaf, während die Katze sich etwas abweichend verhält. Bei ersteren sind die grossen polygonalen Zellen meist scharf gegen einander begrenzt und lassen eine deutliche Membran erkennen; das Protoplasma ist sehr fein granulirt und ausserordentlich zart, gegen Reagentien sehr empfindlich und post mortem leicht zum Zerfall neigend. Der relativ grosse Kern ist rund oder leicht oval. — Bei der Katze hingegen sind die Zellgrenzen häufig unklar, wenngleich hier und da eine Zellmembran nachzuweisen ist. Das Protoplasma erscheint dichter gekörnt und daher dunkler als bei Mensch und Schaf. Die Neigung zur netzförmigen Gerinnung und Vacuolenbildung ist nicht so ausgesprochen als bei letzterem.

Erwähnenswerth bleibt noch, dass ich beim Menschen bisweilen vereinzelte Zellen mit enorm grossen chromatinreichem Kerne begegnete, der die gewöhnliche Grösse fast um das Doppelte übertraf. Solche Zellen von gleichfalls epithelialem Charakter liegen regellos zwischen den übrigen zerstreut. Es handelt sich kaum um Elemente von besonderer Specificität, doch bleibt ihre Bedeutung vor der Hand vollständig unklar.

Bei allen im Vorigen charakterisirten bald mehr, bald weniger hervortretenden Differenzen ist doch nirgends der gemeinsame Bauplan des Organes bei den verschiedenen Thierspecies zu verkennen. Das Wesentlichste liegt eben in der überall in gleicher Weise anzutreffenden typischen Vereinigung von specifischen, epithelialen Zellen mit Capillargefässen, und zwar einer Vereinigung, die die denkbar engsten Beziehungen zwischen beiden erkennen lässt.

Ist nun diesen innigen Beziehungen zwischen

Epithelien und Blutgefässen, die bei keinem andern ähnlich gebauten Organe, wie beispielsweise der Nebenniere, der Hypophyse oder der Glandula carotica, mit solcher Prägnanz hervortreten, irgendwie eine specifische functionelle Bedeutung beizumessen? Mit dieser Frage wenden wir uns einer nunmehr naheliegenden physiologischen Betrachtung unseres Organes zu. Gleichzeitig mit dieser Frage stürmen aber eine ganze Reihe anderer theils allgemeiner, theils specieller Natur auf uns ein, die im Wesentlichen sich alle zu der einen Alternative vereinigen lassen, ob nämlich die Glandulae parathyreoideae für gewöhnlich einer specifischen Function, die sich in secretorischen Erscheinungen äussern müsste, überhaupt fähig sind, oder ob sie lediglich Zellaggregate embryonaler Natur mit mehr oder weniger indifferentem Charakter darstellen. — Um einer Entscheidung dieser Alternative näher zu treten, ist zunächst eine Anzahl darauf bezüglicher Vorfragen zu beantworten, die sich etwa folgendermaassen formuliren lassen:

1. Liefern die specifischen Zellen der Epithelkörper ein nachweisbares Secret?

2. Tritt dieses Secret, da für gewöhnlich Drüsenlumina und Ausführungsgänge fehlen, durch die Capillarwände direct in das Blutgefässsystem über (Blutgefässdrüse)?

oder

3. Sind jene Elemente vielmehr als indifferente embryonale, für gewöhnlich functionslose Zellen zu betrachten?

4. Woher stammen sie? Sind sie selbstständigen Ursprungs, oder als abgesprengte, auf embryonalem Zustande zurückgebliebene Theile der Anlage eines andern Organes zu betrachten? endlich

5. Sind sie befähigt, sich aus ihrem indifferenten Zustande heraus zu einem functionirenden Organe zu entwickeln, das einem andern von gleichem Mutterboden entstammten Organe gleichwerthig werden und eventuell vicariirend für dieses eintreten kann?

Die Beantwortung eines grossen Theiles dieser Fragen liegt auf dem Gebiete der experimentellen und entwicklungsgeschichtlichen Forschung. Nichtsdestoweniger aber gibt uns auch die histologische Untersuchung schon jetzt eine ganze Reihe von An-

haltspunkten und mehr noch wird von ihr zu erwarten sein. Auch meine im Vorigen dargelegten Beobachtungen nebst einigen noch anzuführenden bedeutungsvollen Befunden beim Menschen lieferten mir eine Anzahl von Thatsachen, die sich zu einer Diskussion der aufgeworfenen Fragen wohl verwerthen lassen.

Was zunächst eine eventuelle Secretion von Seiten der Epithelzellen anbelangt, so bietet in Bezug auf entsprechende Vorgänge im Innern des Zellleibes die histologische Methode bisher keine ganz sichern Befunde. Die häufig beobachtete Vacuolisirung des Protoplasmas möchte ich jedenfalls nicht ohne Weiteres zu einer Secretion in Beziehung setzen. Sie scheint mir in der Mehrzahl der Fälle Kunstprodukt der Fixation zu sein.

Bedeutungsvoller für secretorische Vorgänge dürften vielleicht jene mit Hämatoxylin-Eisenlack sich intensiv schwarz färbenden Körnchen oder Tröpfchen sein, die ich mehrfach im Protoplasma der Zellen zerstreut antraf. Ob diese Körnchen, wie es in vielen Zellen den Anschein hat, Zerfallsproducte des Kernes sind, wage ich vor der Hand nicht zu entscheiden, obgleich ja von mehreren Seiten bereits Beobachtungen vorliegen, die für eine derartige Betheiligung des Kernes an der Secretbildung in gewissen Drüsen (Milchdrüse) sprechen. Weiterhin traf ich ähnliche Körnchen — ähnlich insofern als sie mit Hämatoxylin-Eisenlack die gleiche Reaction gaben — vielfach innerhalb der Capillaren der Epithelkörper an. Diese Thatsache legt uns den Schluss nahe, dass es sich um eine passive Wanderung der Körnchen aus dem Zellprotoplasma in die benachbarten Blutgefässe handele. Wären also jene Körnchen als Ausscheidungsprodukte der Zellen zu betrachten, so würde in diesem Falle eine directe Secretion in das Blutgefässsystem stattfinden. Eine solche functionelle Beziehung zwischen Epithelien und Gefässen dürfte besonders in denjenigen Epithelkörpern plausibel erscheinen, wo die Capillaren eine so enorme Weite besitzen, dass ihnen mehr als nur die Bedeutung von Ernährungswegen für das Organ zuzukommen scheint. Bei allen secernirenden Organen, die eigentlicher Drüsenlumina entbehren, bleibt ja schliesslich auch kein anderer Weg zur Fortschaffung der Secrete übrig und die Bezeichnung „Blutgefässdrüse“ ist von solchem Standpunkt aus sehr berechtigt. Dass wirklich ein Uebertritt von Drüsensecreten in die benachbarten

Capillaren stattfinden kann, dafür sprechen die jüngsten Beobachtungen derartiger Erscheinungen an der Schilddrüse. Auch in den Nebennieren sind ähnliche Processe constatirt worden.

Wollte man nun auch keine der beiden oben beschriebenen Vorkommnisse in den Zellen der Epithelkörper, weder die Vacuolenbildung noch das Auftreten von Körnchen im Protoplasma als Secretionserscheinungen gelten lassen, so spricht doch ein Umstand klar genug dafür, dass unter gewissen Bedingungen eine secretorische Thätigkeit des Organes statthaben kann; *nämlich das gelegentliche Auftreten von secreterfüllten Hohlräumen und die cystige Entartung des Organs.* Die erste Entwicklung solcher Hohlräume habe ich mit Sicherheit nur beim Menschen beobachten können. Die beim Schafe beschriebenen kleinen unregelmässigen Spalträume zwischen den Epithelien (Fig. 1 und 2 x) wage ich aus angeführten Gründen nicht ohne Weiteres hierzu in Beziehung zu bringen. *Beim Menschen jedoch sah ich mehrfach Gruppen von Epithelien in kreisförmiger Anordnung ein kleines oder grösseres Lumen umschliessend, in welchem nicht immer, aber doch in der Mehrzahl der Fälle ein feinkörniges, zu Farbstoffen nur geringe Affinität besitzendes Secret nachzuweisen war.* Meistens schienen diese Lumina die Durchschnitte *isolirter Alveolen* zu sein. — Es unterliegt keinem Zweifel, dass eine cystenartige Degeneration des Organes, wie ich sie beim Schafe beobachtet und durch Abbildung 5 und 6 illustrirt habe, aus der Entwicklung solcher intercellulärer Hohlräume ihren Ursprung nimmt. Nicht mit gleicher Sicherheit ist die Frage zu beantworten, ob *es sich beim Auftreten dieser Hohlräume stets um eine beginnende pathologische Erscheinung handelt, oder ob nicht in gegebenem Falle das Epithelkörperchen sich zu einem derartig, physiologisch secernirenden Organe umwandeln kann.* Diese Frage soll uns im Folgenden wesentlich beschäftigen. Unsere Unternehmungen haben uns zwar gezeigt, dass die eben geschilderten Erscheinungen zweifelloser Secretbildung innerhalb der Epithelkörper im Allgemeinen selten sind, nichtsdestoweniger werden wir gerade von ihnen die werthvollsten

Aufschlüsse über Natur und Bedeutung unserer Organe, spec. in der oben formulirten Alternative zu erwarten haben.

Ich habe schon in der Einleitung darauf hingewiesen, dass Sandström bereits zu der Annahme neigte, die Glandula parathyreoidea als eine der Schilddrüse verwandte embryonale Drüse anzusehen. Auch Gley gab später einer gleichen Ansicht Ausdruck, indem er sagt: „La structure de ces glandules n'est pas la même que celle du corps principale (Schilddrüse), mais rapelle celle de la glande à l'état embryonnaire“. Er geht sogar noch weiter, indem auf Grund seiner Experimente sich zu dem Schlusse berechtigt glaubt, dass diese „Drüsen“ sich gegebenen Falls zu typischen Schilddrüsengeweben weiter entwickeln und functionell für letztere eintreten können. Wenngleich Moussu und Hofmeister eine derartige Weiterentwicklung der Glandula parathyreoidea nach erfolgter Schilddrüsen-Extirpation in Abrede stellen, so wurde doch die Aehnlichkeit derselben mit embryonalem Schilddrüsengewebe mehr oder weniger von allen Untersuchern anerkannt. Ich selbst wurde, wie oben erwähnt, bei meinen ersten Beobachtungen im Jahre 1891 zu derselben Annahme gedrängt. — Erst in jüngster Zeit ist durch Kohn der Glandula parathyreoidea nicht nur die Fähigkeit zu einer Umwandlung in typisches Schilddrüsengewebe und eventuelle Uebernahme von Schilddrüsenfunction abgesprochen worden, sondern auch die Aehnlichkeit derselben mit embryonalem Gewebe der Thyreoidea in Zweifel gezogen oder zum Wenigsten doch als unwesentlich hingestellt worden. — Ich habe daraufhin meine Präparate nochmals einer gründlichen Durchsicht unterzogen und vor Allem einen Vergleich derselben mit den Abbildungen aus der vorzüglichen Arbeit Wöfler's über die Entwicklung der Schilddrüse (21) angestellt. Dieser Vergleich hat mich nun von Neuem überzeugt, dass zwischen der histologischen Structur der Glandula parathyreoidea einerseits und der embryonalen Schilddrüse andererseits in der That die denkbar grösste Aehnlichkeit besteht, ja dass sogar die verschiedenen Stadien eines gewissen Entwicklungsabschnittes der letzteren in den verschiedenen zur Beobachtung gelangten Typen der Glandula parathyreoidea wiederzuerkennen sind. Wer sich die Mühe nehmen will, möge zu Orientirung über diese Verhältnisse die

Fig. 22, 24, 41 und 40a der Wölfler'schen Arbeit neben meinen Abbildungen betrachten. — Wenn Kohn sagt, dass selbst eine vorhandene Aehnlichkeit zwischen beiden Geweben nicht beweisend sei für ihre Gleichwerthigkeit, indem in diesem Entwicklungsstadium die Schilddrüse noch nicht genügend differenzirt sei, um als solche erkannt werden zu können, so muss ich dem entgegenhalten, dass die Schilddrüse in den von mir zum Vergleich herbeigezogenen Stadien bereits in jeder Richtung als solche charakterisirt und mit keiner andern embryonalen Anlage zu verwechseln war. Wenn daher an der Glandula parathyreoidea derartige Uebereinstimmungen mit ersterer zu constatiren sind, so ist man auch berechtigt, dasselbe als embryonales Schilddrüsengewebe zu bezeichnen; und insofern ist der von Sandström eingeführte Name Glandula parathyreoidea sehr zutreffend, indem er nach Analogie der Bezeichnungen „Parovarium" und „Paradidymis" gleichzeitig auf die embryonale Natur des Organes hinweist. Ich habe mich daher vorläufig für Beibehaltung dieses Namens entschlossen.

Somit wären also unsere Epithelkörper zwar als embryonale, aber bereits bis zu einem gewissen Grade in bestimmter Richtung differenzirte Organe zu betrachten, die einer specifischen Function zunächst noch entbehren.

Wie verhält es sich nun mit einer Weiterentwicklung des Organes zu fertigem und functionirendem Schilddrüsengewebe? Die meisten Autoren sind, wie gesagt, geneigt, die Glandula parathyreoidea als entwicklungsfähiges Reservematerial, d. h. als Ersatzmaterial für zu Grunde gegangenes oder operativ ausgeschaltetes Schilddrüsengewebe anzusehen, obgleich ja durch Hofmeister die von Gley behauptete Hypertrophie und Umbildung zu Drüsengewebe nach Exstirpation der Thyreoidea wieder arg in Zweifel gezogen wurde, und somit sichere Beweise für diese Fähigkeit eigentlich noch fehlen. Kohn spricht sich aus solchen Gründen entschieden dagegen aus, zumal auch er niemals eine typische Weiterentwicklung des Organes, wenigstens zu colloidhaltigem Drüsengewebe beobachten konnte. Ausserdem hält es Kohn für unmöglich, dass so „winzige und scheinbar unfertige Gebilde" wie die äussern Epithelkörper im Stande seien, die Folge einer Ausschaltung einer so bedeutsamen Drüse, wie der Thyreoidea, zu verhüten. — Die letztern Bedenken sind

einigermaassen begründet, wenn wir uns erinnern, dass Kohn die Dinge von dem Gesichtspunkte aus beurtheilte, dass die Glandula parathyreoidea nur ein unscheinbares, paariges Gebilde darstelle. Da es mir nun aber gelungen ist, vielmehr ein multiples Auftreten der Epithelkörper als die Regel hinzustellen, so dürfte hierdurch auch dieses Bedenken an Bedeutung verlieren und ein theilweiser Ersatz der ausgeschalteten Schilddrüsen durch weiter entwickelte zahlreiche Epithelkörper eine grössere Wahrscheinlichkeit erlangen.

Es ist vor der Hand jedoch zwecklos, über die Möglichkeit eines functionellen Ersatzes der Thyreoidea durch umgebildete Epithelkörper zu discutiren. Näherliegend und zunächst wichtiger ist jedenfalls die Entscheidung der Frage, ob überhaupt die Epithelkörper befähigt sind sich zu Schilddrüsengewebe umzuwandeln. Absolut sichere Beobachtungen liegen bisher darüber nicht vor, obgleich auf der andern Seite in dem bereits von Sandström und später von Kohn und mir beobachteten gelegentlichen Auftreten von cystenartigen Hohlräumen und Alveolen innerhalb der Epithelkörper doch immerhin der Beweis eingeschlossen liegt, dass die Fähigkeit und Tendenz zu einer gewissen Weiterentwicklung und zwar zu eigentlichem Drüsengewebe unserm Organe innewohnt. — Die Entstehung solcher Alveolen setzt die Abscheidung eines Secretes von Seiten der Zellen und somit eine Differenzirung der letztern aus ihrem früheren functionslosen Zustande voraus. Sekret wurde in diesen Drüsenlumina sowohl von Kohn als von mir in der That beobachtet. Es frägt sich nun weiter, welcher Natur dieses Secret ist. Wollen wir mit Gewissheit in diesen Erscheinungen der Weiterentwicklung der Epithelkörper eine Umbildung zu Schilddrüsengewebe erblicken, so muss das Secret nothwendigerweise Colloid sein oder zum mindestens eine Vorstufe davon. — Kohn beobachtete niemals colloidhaltige Alveolen in seinen Präparaten. Mir hingegen ist es gelungen, dieselben sowohl im äusseren als im inneren Epithelkörperchen (Kohn) und zwar beim Menschen nachzuweisen. Das Secret der in Betracht kommenden Alveolen stimmt hier in seinem Aussehen und seinem Verhalten zu Farbstoffen in jeder Beziehung mit jenem der Schilddrüsenacini überein und lässt keinen Zweifel an seiner colloiden Natur aufkommen.

Besonders interessant waren mir die Befunde am inneren Epithelkörperchen, wo ich mit grösster Klarheit die allmähliche Entwicklung der Drüsenlumina und eine gleichzeitige Umbildung des ursprünglich (durch die Fixation) mehr granulirt erscheinenden Secrets in homogenes Colloid und weiterhin einen lückenlosen Uebergang des Epithelkörperparenchyms in dasjenige der umgebenden Schilddrüse beobachten konnte. Ich habe diese Verhältnisse in starker Vergrösserung durch Abbildung 7 veranschaulicht. Die gezeichnete Stelle liegt in der Uebergangszone von Epithelkörper- und Schilddrüsengewebe; ersteres liegt rechts oben, letzteres links unten. — Die Structur des innern Epithelkörperchens ist nach Kohn's Untersuchungen bei Kaninchen, Katze und Hund der des äussern bis auf geringe Abweichungen vollständig gleich. Dasselbe konnte ich in dem von mir beobachteten Falle beim Menschen constatiren. Eine Differenz findet sich höchstens in einer geringeren Betheiligung des Bindegewebes am Aufbau des innern Epithelkörpers, als ich sie beim äussern gewöhnlich antraf. Dadurch erscheint dasselbe auch compacter gebaut und gleicht insofern mehr dem compacten Typus der Glandula parathyreoidea beim Schafe (vergl. Fig. 1). — Ich muss hier einfügen, dass ich, wie mir scheint, der Erste bin, der beim Menschen ein inneres Epithelkörperchen der Schilddrüse beobachtet hat. Frühere Autoren gaben nichts darüber an und Kohn stellt das Vorkommen desselben beim Menschen noch in Abrede. Dass es sich in dem mir vorliegenden Falle wirklich um ein inneres Epithelkörperchen im Sinne Kohn's handelt, beweist der Umstand, dass es vollständig in den Seitenlappen der Schilddrüse eingeschlossen liegt, ohne irgendwo die Oberfläche desselben zu erreichen, und ferner ein in sich abgeschlossenes, rundliches Knötchen bildet von etwa 2 mm Durchmesser, das bis auf eine Stelle rings gegen das Schilddrüsengewebe scharf abgegrenzt ist. Diese Abgrenzung wird noch unterstützt durch eine zarte bindegewebige Kapsel, die das Organ continuirlich umgibt bis auf die oben erwähnte Stelle, wo das Epithelkörperchengewebe continuirlich in das der Schilddrüse übergeht. Dieser Stelle entspricht meine Abbildung. Wir erkennen in dieser oben rechts zum Theil wohl charakterisirtes noch mehr oder weniger indifferentes Parathyreoidea-Gewebe, links unten hingegen ausgesprochene Schilddrüsen-

structur. Weiterhin sehen wir in dem den Epithelkörperchen zugehörigen Abschnitte eine Anzahl von Drüsenalveolen auf verschiedener Entwicklungsstufe (Fig. *alv* 1, 2, 3, 4), die sämmtlich mit Secret gefüllt sind. In den jüngsten Stadien derselben (*alv* 1, 2, 3) ist das Sekret noch von feinkörnigerer Beschaffenheit, die nicht für Colloid spricht. In den folgenden Stadien nimmt es bereits ein homogeneres Gefüge an, um endlich in noch vorgerückteren (*alv* 4, 5) dem colloiden Secret der Schilddrüsenacini (*sch.*) vollständig gleichartig zu werden. Die Alveolen sind von einen einschichtigen Epithel (*ep*'') ausgekleidet, das in den ersten Stadien cylindrisch, später cubisch und endlich bei starker Ausdehnung der Drüsenlumina leicht abgeplattet erscheint. Auch in letzterem Verhalten gleichen alsdann jene Alveolen durchaus denen der Schilddrüse, sodass also in der That an dieser Stelle ein lückenloser Uebergang der einen in die andre Gewebsform zu constatiren ist. — Ich glaube diese Befunde sprechen unzweideutig genug dafür, dass wir es hier mit einer Umwandlung des Epithelkörpergewebes in echtes functionirendes Schildrüsengewebe zu thun haben.

Nicht mit gleicher Klarheit konnte ich diese Vorgänge an den äussern Epithelkörperchen des Menschen verfolgen. Wenngleich sich auch vereinzelte Alveolen mit colloidem Secret zeigten, so waren doch die meisten mit einem feinkörnigen, Secret gefüllt, das in solcher Form mehr dem Inhalt der primitiven Alveolen im inneren Epithelkörperchen glich. Es könnte sich daher vielleicht auch in diesen körnigen Abscheidungsprodukten bereits um eine Vorstufe von colloider Substanz handeln. Ich bin um so mehr zu dieser Annahme geneigt, als man nicht selten auch in normalem Schilddrüsengewebe vereinzelte Alveolen antrifft, in denen sich kein homogenes sondern ein mehr körniges Secret vorfindet, das nicht die gleiche Affinität zu Anilinfarben etc. besitzt, als das deutlich charakterisirte Colloid. — So möchte ich denn auch diese Befunde am äussern Epithelkörperchen als Vorgänge einer beginnenden Umbildung zu wahrem Schilddrüsengewebe deuten. —

Auf Grund der im Vorigen angeführten Thatsachen glaube ich mich nun in Bezug auf das Wesen und die Bedeutung der Glandulae parathyreoideae zu folgenden Schlüssen berechtigt:

I. Die äussern Epithelkörperchen sind abgesprengte, auf gewissen Stadien der embryonalen Entwicklung zurückgebliebenen Partikel der lateralen Schilddrüsenanlage. — Hierfür spricht die auffällige Aehnlichkeit ihres histologischen Baues mit embryonalem Schilddrüsengewebe und ihre typische Lage in der Umgebung der Arteria carotis vom Theilungswinkel derselben herab bis zur Seite der Glandula thyreoidea, einer Gegend, die in früher Entwicklungsperiode von der primitiven Schilddrüsenanlage eingenommen wird. (Im Bereiche dieser Gegend fand ich ausserdem wiederholt abgesprengte Thymusknötchen, was insofern für unsere Frage von Bedeutung ist, als sie gleichzeitig diesen Ort als den Weg kennzeichnen, den Abkömmlinge der Kiemenspalten bis zu ihrer definitiven Entwicklung und Lage durchlaufen.) Die verschiedenen histologischen Typen der Glandula parathyreoidea können abgesehen von unbedeutenden individuellen und den einzelnen Thierspecies eigenen Verschiedenheiten vielleicht den verschiedenen Entwicklungsstadien der Schilddrüse, besonders verschiedenen Stadien der Vascularisation derselben verglichen werden (vergl. die Wölfler'schen Abbildungen).

Diese Annahme über den Ursprung der Glandulae parathyreoideae bedarf allerdings noch der Bestätigung durch weitere entwicklungsgeschichtliche Forschungen. Die in jüngster Zeit in dieser Richtung angestellten Beobachtungen sind theils noch widersprechend, theils lassen sie in Bezug auf ihre Genauigkeit zu wünschen übrig. Ausserdem sind sie durch den von mir erbrachten Nachweis des multiplen Auftretens der Epithelkörper in ihrem Untersuchungsgange mehr oder weniger als verfehlt zu betrachten. Cristiani identificirt die Glandule thyroïdienne mit der seitlichen Schilddrüsenanlage; Prenant will sie als selbstständiges Organ aus der 4. innern Kiemenfurche hervorgehen lassen; er ist geneigt, sie als der Glandula carotica gleichwerthiges Organ anzusehn. Aus den angeführten Gründen halte ich es vor der Hand für rathlos, mich an dieser Stelle auf eine eingehendere Betrachtung dieser embryologischen Arbeiten einzulassen. Erwähnen möchte ich nur, dass sich besonders gegen die Deutung, welche

Prenant seinen Befunden über die Entwicklung der Schilddrüse, Thymus und Glandula carotica giebt, mancherlei Bedenken erheben lassen, worauf bereits Jacoby in seinen trefflichen historisch-kritischen Betrachtungen über die Entwicklung der Kiemendarmderivate (8) mit Recht hingewiesen hat.

II. Die Epithelkörper verharren für gewöhnlich in ihrem mehr oder weniger indifferenten, functionslosen Zustande; unter gewissen Bedingungen jedoch, die uns vor der Hand noch unbekannt sind, können sich dieselben weiter entwickeln und zwar nach der Richtung des typischen Schilddrüsengewebes hin, wobei jedoch in der Regel nicht das ganze Organ sondern nur ein beschränkter Abschnitt desselben in einen derartigen Fortbildungsprocess einbezogen wird, während der grössere Theil auf embryonaler Stufe zurückbleibt. — Der erste Schritt zu solcher Umwandlung besteht darin, dass einige Epithelien sich zu secernirenden Zellen differenziren. Es liegen mir Befunde vor (Fig. 4 *sc.*), die es annehmbar erscheinen lassen, dass beim ersten Beginn dieser Secretionserscheinungen von Seiten einzelner Zellen die Ausscheidungsprodukte zunächst direkt in die benachbarten Capillaren gelangen. Ich halte diesen Process für einen atypischen und vorübergehenden. Erst wenn mehrere Zellen sich zu gleicher Funktion differenzirt haben und auf diese Weise grössere Mengen von Sekret gebildet werden, kommt es zur Ablagerung desselben zwischen die einzelnen Zellen und hierdurch in der Folge zur Bildung eigentlicher Drüsenalveolen, ein Process, der vielleicht durch gleichzeitigen Zerfall einzelner Zellgruppen unterstützt werden kann. — In solchen Uebergangsstadien entwickelt sich nun entweder typisches Schilddrüsengewebe mit colloidhaltigen Acini oder es kommt zu einer derartigen pathologischen cystischen Degeneration, wie ich sie in Abbildung 5 und 6 dargestellt habe und wie sie auch von andern Autoren bereits beobachtet wurde.

Dass die Umwandlung der Glandula parathyreoidea in wahres Schilddrüsengewebe (selbst wenn das ganze Organ diesem Differenzirungsprocess anheimfallen sollte)

für gewöhnlich eine functionelle Bedeutung für den gesammten Organismus gewinnen könne, scheint mir nach den bisherigen Befunden unwahrscheinlich. Trotz ihres multiplen Auftretens ist doch ihre Zahl und Masse zu gering, um neben der Funktion der eigentlichen Schilddrüse noch irgendwie eine wesentliche Rolle spielen zu können. Eine bedeutendere Hypertrophie derselben zu Schilddrüsengewebe ist eben nie beobachtet worden.

Anders vielleicht gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Function der Schilddrüse etwa durch operative Entfernung der letzteren ausgeschaltet ist. Die bisherigen Untersuchungen geben uns noch keine volle Klarheit darüber. Es ist noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen, dass die Glandulae parathyreoideae nach stattgehabter Thyreoidectomie eine erhöhte Neigung zu weiterer Differenzirung und Hypertrophie zeigen. Die Möglichkeit eines theilweisen Ersatzes der ausgeschalteten Funktion der Thyreoidea durch dieselben ist vorhanden, nachdem ihre Fähigkeit zur Umwandlung in Schilddrüsengewebe erwiesen ist. Das Experiment hat über diese Frage weiterhin zu entscheiden.

III. Innere und äussere Epithelkörperchen sind einander völlig gleichwerth. Die Differenzen in ihrer Lagebeziehung zur Schilddrüse sind auf bis jetzt unbekannte entwicklungsgeschichtliche Ursachen zurückzuführen. Ich vermuthe, dass die äusseren Epithelkörper aus einzelnen Zellcomplexen hervorgegangen sind, die auf dem Wege, den die Schilddrüse während ihrer Entwicklung zur Erlangung ihrer definitiven Lage durchläuft, den Zusammenhang mit letzterer verloren haben und durch gleichzeitigen Verlust der zu ihrer typischen Weiterentwicklung nöthigen Correlationen in ihrem jeweiligen embryonalen Zustande verblieben sind. Vielleicht sind auch die innern Epithelkörper in gleicher Weise entstanden und als die zuletzt abgesprengten Keime anzusehen, die in Folge ihrer unmittelbaren Anlagerung an die Schilddrüse bei fortschreitender Entwicklung von dieser umwachsen und wieder gänzlich in dieselbe hineinbezogen werden. Eine solche Annahme erscheint mir aus dem Grunde noch plausibler, als ja zwischen äussern und innern Epithelkörperchen eigentlich alle Uebergangsstadien in Bezug auf

ihr Lageverhältniss zur Schilddrüse beobachtet wurden, indem es sich bald um eine lose oder feste Anlagerung, bald um geringere oder grössere Einkeilung des Epithelkörpers in die Seitenlappen der Schilddrüse und bald um eine derartige Aufnahme der ersteren in letztere handelt, dass nur noch ein minimales Segment des Epithelkörpers an der Oberfläche der Thyreoidea frei zu Tage liegt. Von diesem letzten Verhalten bis zum völligen Einschluss in die Schilddrüse, wo wir also berechtigt sind von einem inneren Epithelkörperchen zu sprechen, ist nur noch ein Schritt.

Ob in jedem Seitenlappen der Schilddrüse beständig nur ein einziges Epithelkörperchen sich eingeschlossen findet, wie Kohn angiebt, bedarf, glaube ich, noch der Bestätigung durch weitere Untersuchungen an umfangreicherem Material.

IV. Durch meine Befunde an dem inneren Epithelkörperchen beim Menschen ist ausser Zweifel gestellt, dass dasselbe befähigt ist, colloidhaltige Drüsenalveolen aus sich hervorgehen zu lassen, oder mit andern Worten functionirendes Schilddrüsengewebe zu bilden. Durch die innigere Beziehung desselben zur Schilddrüse kann diese Function eine etwas andere Bedeutung gewinnen als bei den äussern Epithelkörpern. Wir könnten in diesen Vorgängen entweder eine directe Vermehrung oder einen beständigen Ersatz eventuell zu Grunde gehenden Schilddrüsenparenchyms erblicken. Eine derartige Bedeutung ist den innern Epithelkörpern bereits durch Hürthle (7) und Rogowitch (16) zugeschrieben worden, obgleich eine zweifellose Umwandlung derselben in Schilddrüsengewebe von beiden Forschern nicht beobachtet zu sein scheint. Kohn, der gleichfalls eine solche Umwandlung in seinen Präparaten nicht nachweisen konnte, spricht aus diesem Grunde auch den inneren Epithelkörpern ein weiteres Differenzirvermögen ab. — Meine Befunde widerlegen diese Ansicht Kohn's und lassen weitere Untersuchungen in dieser Sache wünschenswerth erscheinen. Der eine Fall, an dem ich diese Umwandlung des innern Epithelkörperchens beobachtete, erlaubt mir noch nicht, weitgehende Schlüsse daraus zu ziehen. Es bleibt vor allen Dingen zunächst zu entscheiden, ob wir in diesem Vorgange eine regel-

mässige Erscheinung, oder nur eine mehr oder weniger zufällige Weiterentwicklung des inneren Epithelkörperchens vor uns haben.

Zum Schluss möchte ich noch einige Bemerkungen hinzufügen über einen Versuch Prenant's, die Glandules thyroïdiennes der Carotisdrüse in Bezug auf Entwicklung, Bau und Bedeutung als gleichwerthige Organe an die Seite zu stellen. Prenant leitet nach seinen Untersuchungen an Schafembryonen beide Organe von inneren Kiemenfurchen ab, und zwar die Carotisdrüse von der dritten, die Glandule thyroidienne von der vierten. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass trotz aller Exactheit der Untersuchungsmethode doch die Deutung, welche Prenant seinen Befunden gibt, zu mancherlei Bedenken auffordert. So scheint es mir nach seinen Ausführungen (l. c. pag. 676) von vornherein fraglich, ob er in seiner Glandule carotidienne überhaupt die wirkliche Carotisdrüse vor sich gehabt hat. Ich muss mich hier den bereits von Jacoby (l. c.) in dieser Richtung geäusserten Zweifeln anschliessen, und kann den Resultaten Prenant's vorläufig keine Bedeutung für unsere Frage beimessen. Was ferner die histologische Uebereinstimmung beider Organe anbetrifft, so geht Prenant auch hierin zu weit. Eine gewisse Aehnlichkeit zwischen beiden ist ja zweifellos vorhanden, speciell in dem Verhalten der Epithelien und Capillaren; doch ist dieselbe nicht so gross, um bei einigermaassen genauer Beobachtung die sehr charakteristischen Unterschiede verdecken zu können. Vor allen Dingen hervorheben möchte ich das beständige Vorkommen von Ganglienzellen innerhalb der Carotisdrüse, die dieselbe zum Nervensystem in eine besondere functionelle Beziehung setzen und es eher nahe legen würden, sie der Hypophyse oder den Nebennieren gleichzustellen. — Endlich ist die Carotisdrüse ein viel complicirteres Organ, das in seiner morphologischen Zusammensetzung stets eine gewisse Gesetzmässigkeit erkennen lässt, die den Glandulae parathyreoideae vollständig abzugehen scheint. Zur Orientirung über disse Verhältnisse verweise ich auf das Schema des Bauplans

der Cartisdrüse, das ich seinerzeit in meinen „Beiträgen zur Histologie der Glandula carotica“ (19) gegeben habe.

Von einer Gleichwerthigkeit beider Organe in functioneller Beziehung kann nach meinen im Vorigen dargelegten Befunden an den Epithelkörpern wohl kaum noch die Rede sein.

Zürich, im Juli 1895.

Literatur-Verzeichniss.

1. Baber, E. Cr., Researches on the minute structure of the thyroid gland. — Pilosoph. Trans. of the R. Soc. III, 1881.
2. Bonnet, R., Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere. — Berlin (Parey) 1891.
3. Cristiani, De la thyroïdectomie chez le rat. — Arch. de Physiol. norm. et pathol. 1893.
— Derselbe, Remarques sur l'anatomie et la physiologie des glandes et glandules thyroïdiennes chez le rat. — Ebendaselbst.
— Derselbe, Des Glandules thyroïdiennes chez la souris et le campagnol. — Ebendaselbst.
4. Gley, Contributions à l'étude des effets de la thyroïdectomie chez le chien. — Ebendaselbst 1892.
— Derselbe, Recherches sur la fonction de la glande thyroïde. — Ebendaselbst.
— Derselbe, Effets de la thyroïdectomie chez le lapin. — Ebendaselbst.
— Derselbe, Nouvelles recherches sur les effets de thyroïdectomie chez le lapin. — Ebendaselbst.
Gley, Les résultats de la thyroïdectomie chez le lapin. — Arch. de physiol. nom. et pathol. 1893.
— Derselbe, Recherches sur le rôle des glandules thyroïdiennes chez le chien. — Ebendaselbst.
5. Gley und Phisalix, Sur la nature des glandules thyroïdiennes du chien. — Compt. rend. de la soc. de biol. V, 1893.
6. Hofmeister, Zur Physiologie der Schilddrüse. — Fortschr. der Medicin X, 1892.
— Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die Folgen des Schilddrüsenverlustes. — Beitr. zur klin. Chirurgie XI. 1894.
7. Hürthle, K., Beiträge zur Kenntniss des Secretionsvorganges in der Schilddrüse. — Arch. für die ges. Physiol. LVI, 1894.
8. Jacoby, M., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Halsorgane der Säugethiere und des Menschen. — I. Historisch-kritische Be-

trachtungen über die Entwicklung der Kiemendarm-Derivate. Inaug. Diss. Berlin 1895.
9. Kadyi, Ueber accessorische Schilddrüsenläppchen in der Zungenbeingegend. — Arch. für Anatom. und Physiol. — Anatom. Abth. 1878.
10. Kohn, A., Studien über die Schilddrüse. — Arch. für mikr. Anatom. Bd. 44, 1895.
11. Kölliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Auflage. Leipzig 1879.
12. Madelung, Anatomisches und Chirurgisches über die Glandulae thyreoideae accessoriae. — Arch. für klininische Chirurg. Bd. 24, 1879.
13. Moussu, Effets de la thyroïdectomie chez nos animaux domestiques. — Compt. rend. 1892.
14. Nicolas, A., Glande et glandules thyroïdes (parathyroïdes) chez les Cheiroptères. — Bull. des séances de la soc. des sc. de Nancy, V, 1893.
15. Prenant, A., Contribution à l'étude du développement organique et histologique des dérivés branchiaux. — Compt. rend. de la soc. de biol. V, 1893.
16. Rogowitch, N., Sur les effets de l'ablation du corps thyroïde chez les animaux. — Arch. de physiol. norm. et pathol. 1888.
17. Sacerdotti, C., Sui nervi della tiroide. Atti della R. Accademia della Scienze die Torino. XXIX, 1893.
18. Sandström, J., Ueber eine neue Drüse beim Menschen und bei verschiedenen Säugethieren. — Referat in Schmidt's Jahrb. 1880.
19. Schaper, A., Beiträge zur Histologie der Glandula carotica. — Arch. für mikr. Anatomie. Bd. 40, 1892.
20. Verneuil, Recherches anatomiques pour servir à l'histoire des kystes de la partie supérieure et médiane du cou. — Arch. générales de med. 1853.
21. Wölfler, A., Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse mit Rücksicht auf die Entwicklung der Kröpfe. — Berlin 1880.
22. Zuckerkandl, E., Ueber eine bisher noch nicht beschriebene Drüse in der Regio suprahyoidea. — Stuttgart 1879.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Allgemeingültige Bezeichnungen.

alv = Drüsenalveolen.
bg = Bindegewebe.
bl = Blutkörperchen.
ep'' = Epithel der Drüsenalveolen.
ft = Fett.

cap = Capillaren.
cy = Cysten.
end = Endothel.
ep = Typische Zellen der Epithelkörper.
pig = Pigment.
sc = Secrettropfen (?).
sch = Schildrüsenalveolen.

Figur 1. Schnitt durch eine compact gebaute Glandula parathyreoidea vom Schaf. — Die Capillaren sind relativ eng, die Epithelzellen zu grösseren Complexen vereinigt. — Pigment. — Vergr. 420.

Figur 2. Schnitt durch eine cavernös gebaute Glandula parathyreoidea vom Schaf. — Die Epithelzellen sind zu Balken und Strängen vereinigt, die untereinander zusammenhängend ein Netzwerk bilden, dessen Maschenräume durch weite Capillaren (lacunäre Capillaren) vollständig ausgefüllt werden. — Vergr. 420.

Figur 3. Eine andere Stelle des vorigen Präparates (Fig. 2) mit einem enorm weiten Capillargefäss. — Vergr. 420.

Figur 4. Ein Zellcomplex mit benachbarten Capillaren von einer compact gebauten Glandula parathyreoidea des Schafes bei sehr starker Vergrösserung. — Zu beachten die schwarzen Körnchen im Protoplasma und innerhalb der Capillaren. — Vergr. 1280.

Figur 5. Cystig degenerirte Glandula parathyreoidea vom Schaf bei schwacher Vergrösserung. — Nur im rechten Abschnitt findet sich noch ein Segment normalen Parenchyms. — Vergr. 15.

Figur 6. Stück von demselben Präparat (Fig. 5) aus der Nachbarschaft einer Cystenwand bei starker Vergrösserung. — Die Cyste ist mit einem einschichtigen cubischen Epithel ausgekleidet. — In unmittelbarer Umgebung der Cyste findet sich Bindegewebshypertrophie und Atrophie des Parenchyms. — Vergr. 420.

Figur 7. Schnitt durch ein „inneres Epithelkörperchen“ der Schilddrüse vom Menschen. — Die gezeichnete Partie liegt an der Grenze von Epithelkörpergewebe (rechts oben) und typischen Schilddrüsengewebe (links unten). — Man beachte die Entwicklung von colloidhaltigen Drüsenalveolen im Grenzbezirk des Epithelkörperchens. — Vergr. 420.

Ueber die Entwickelung der Müller'schen Gänge beim Menschen.

Von

Dr. **W. Nagel** in Berlin.

In einem Auszug meiner in den letzten Jahrgängen dieses Archivs erschienenen Arbeiten über die Entwickelung der inneren und äusseren Genitalien beim Menschen, welcher im Archiv für Gynäkologie Bd. 45 veröffentlicht ist, habe ich (Seite 10) u. a. gesagt, dass nach meinen Untersuchungen der Müller'sche Gang bei menschlichen Embryonen von 8—13 mm Länge als eine trichterförmige Einstülpung des verdickten Coelomepithels am proximalen Theil der Urniere angelegt wird, welche sich mit ihrem soliden spitz zulaufenden Ende dem Wolff'schen Gange dicht anlegt.

In seinem Aufsatz: Die fötale Entwickelung der menschlichen Tuben, dieses Archiv Bd. 45, Seite 167 sagt Wendeler, dass er aus der oben angeführten Stelle meines Artikels nicht hat ersehen können, auf welchen Entwickelungsstufen ich den Müller'schen Gang gesehen habe bei Embryonen von 8 und 11 mm Körperlänge und dass es mir nicht vergönnt gewesen, den Vorgang beim Menschen in seinen allerersten Anfangsstadien zu sehen.

Da der von Wendeler beschriebene Embryo von 13 mm Länge keinen Aufschluss giebt über die allerersten Entwickelungsstufen des Müller'schen Ganges, so sei es mir gestattet, an dieser Stelle den Befund bei einem Embryo von 8 mm genauer zu beschreiben als Ergänzung meiner ausführlichen Darstellung der Entwickelung des Müller'schen Ganges beim Menschen (dieses Archiv Bd. 34, Seite 333—354).

Bei diesem Embryo (zum Theil bereits beschrieben in den Sitzungsberichten der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften 1892: W. Nagel, Zur Entwickelung der Harnblase beim Menschen und bei Säugethieren) zeigte das Coelomepithel an der Aussenseite der Urniere die bekannte Verdickung, deren

proximaler Abschnitt das Bildungsepithel des Müller'schen Ganges abgiebt.

Das Bildungsepithel verhielt sich im Wesentlichen so, wie ich es bei etwas älteren Embryonen (von 12 und 13 mm Länge) gefunden und bereits (a. a. O.) geschildert habe. Da wo später der offene Trichter des Müller'schen Ganges liegt, zeigte das Bildungsepithel eine seichte Einsenkung nach dem Wolff'schen Gange hin, welche vielleicht den Beginn des Einstülpungsprocesses darstellt.

Bei einem Embryo von 11 mm Körperlänge war nur das Bildungsepithel vorhanden, welcher Befund als Beleg für die hinreichend bekannte Thatsache dienen kann, dass annähernd gleich grosse Embryonen unter sich oft so grosse Unterschiede in der Entwickelung zeigen, dass es nicht möglich ist, die verschiedenen Entwicklungsstufen mit einem ganz bestimmten Längenmaass des Embryos in Uebereinstimmung zu bringen.

Bei einem Embryo von 12 mm und bei einem solchen von 13 mm fand ich, wie bereits in dem angeführten Aufsatz (dieses Archiv Bd. 34, Seite 342) dargestellt, im oberen Theil der Urniere den Müller'schen Gang als einen kurzen oben offenen Trichter, dessen distales zugespitztes solides Ende bei dem Embryo von 12 mm in gleicher Höhe mit dem proximalen Ende des Keimepithelwulstes lag und dessen Wände kopfwärts unmittelbar in das erwähnte Bildungsepithel übergingen und allmählich auseinander wichen unter Bildung einer kurzen Rinne, welche noch weiter kopfwärts sich allmählich abflachte, um schliesslich nur als seichte Einkerbung zu erscheinen. Die weitere Entwickelung des Ganges habe ich an menschlichen Embryonen beiderlei Geschlechts von 14, 18, 20, 21, 22, 23, 25, 30 mm und aufwärts verfolgt.

Somit ist durch meine Arbeit zum ersten Male eine zusammenhängende Reihe von den ersten Entwickelungsstadien des Müller'schen Ganges zur Darstellung gelangt und da Wendeler mit seinem Embryo von 13 mm (andere hat er, soweit ich ersehe, für das Studium dieser Entwickelungstufen überhaupt nicht verwerthet) keine neue Thatsachen aufgedeckt hat, sondern lediglich meine Schilderungen bestätigt gefunden, so hätte ich wohl erwarten dürfen, dass er sich bei seiner Darstellung der Entwickelung der Müller'schen Gänge bis zu ihrer Einmündung in den

Sinus Urogenitalis — welche er gleichzeitig als Abschnitt eines Lehrbuches hat erscheinen lassen — auch auf meine Arbeiten bezogen hätte.

Die Seite 173 von Wendeler ohne Angabe von Autoren aber mit gesperrtem Druck erwähnte Thatsache, dass der Müller'sche Gang ausschliesslich durch Vermehrung der eigenen Zellen wächst ohne Betheiligung der Zellen des Wolff'schen Ganges und — wie selbstredend — ohne Zufuhr von Zellelementen von Seiten des Oberflächenepithels und des Stromas des Wolff'schen Körpers, glaubte ich bereits für den Menschen nachgewiesen zu haben (dieses Archiv Bd. 34, Seite 333—354) und zwar ganz besonders an Embryonen, die in Flemming'scher Lösung gehärtet waren und im Uebrigen mit allen neuesten technischen Hülfsmitteln behandelt worden waren. Wäre der Embryo Wendeler's der einzige Beleg für diese Thatsache, so würde sie noch zweifelhaft sein können.

(Aus dem II. anatomischen Institut der Berliner Universität.)

Die subcutane Methylenblauinjection, ein Mittel zur Darstellung der Elemente des Centralnervensystems von Säugethieren.

Von

cand. med. **Semi Meyer.**

Hierzu Tafel X.

Durch die Entdeckung von Bethe, dass das Methylenblau mit der Molybdaensäure eine in Alkohol unlösliche Verbindung giebt, ist die Ehrlich'sche Methode der Nervenfärbung so weit vervollkommnet, dass sie die Herstellung von Schnitten gestattet, und es ist seitdem doppelt wünschenswerth geworden, die Methode auch für das Studium des feineren Baues des Centralnervensystems höherer Thiere anwenden zu können. Während sich nun hierfür bekanntlich sowohl die intravenöse Injection des Farbstoffs als die Färbung überlebender Gewebstheile als ungeeignet erweisen,

fiel es mir bei meinen Versuchen, das Methylenblau durch subcutane Injection einzuführen, auf, dass das Centralnervensystem den Farbstoff in einer Quantität aufnahm, wie wir es bei den zahlreichen intravenösen Injectionen, die ich im Laboratorium gesehen habe, nie beobachtet hatten. Ich stellte die Versuche an, um überhaupt den Farbstoff auf das vollkommen intacte Thier und wo möglich längere Zeit auf die lebenden nervösen Elemente einwirken zu lassen. Die Thiere ertrugen auch den Eingriff längere Zeit, und starben erst, nachdem sich alle sichtbaren Theile gebläut hatten.

Allein ich muss darauf aufmerksam machen, dass meine Versuche doch insofern fehlschlugen, als die Resultate an dem peripherischen Nervensystem hinter den durch intravenöse Injection zu erreichenden weit zurückblieben. Dagegen veranlasste mich eine Beobachtung am Kleinhirn, die Wirkung derselben auf die nervösen Centralorgane eingehender zu studiren. Ich fand nämlich in der Kleinhirnrinde der injicirten Mäuse regelmässig eine äusserst distincte Färbung der Purkinje'schen Zellen, während alles andere ungefärbt erschien. Allerdings waren zunächst nur die Zellkörper mit dem Kern und die stärksten Dendriten, hier und da auch der Nervenfortsatz gefärbt, als ich dann aber meine Versuche in der bald zu beschreibenden Weise an grösseren Thieren anstellte, erreichte ich bald bessere Resultate, bis ich schliesslich Bilder erhielt, die an Reichhaltigkeit an sichtbar gewordenen Verzweigungen der Fortsätze hinter den mit den Golgi'schen Methoden zu erreichenden nicht zurückstehen. — Der genaueren Betrachtung dieser Bilder will ich einige Bemerkungen über die Methode voranschicken.

Der Erfolg der subcutanen Injection hängt von zwei Factoren ab, von der Farbstoffmenge, die das Thier erträgt, und von der Länge der Zeit, die man ihn einwirken lassen kann. Letztere Grösse hat man dadurch in seiner Hand, dass man das Methylenblau in kleineren Dosen verabfolgen kann. Hiermit ist dann auch die Möglichkeit gegeben, die Methode in ausgezeichneter Weise zu variiren. Es wird sich leicht herausfinden lassen, welche Versuchsanordnung für jedes Object die günstigsten Resultate ergiebt. Für alle Fälle aber müssen die einzuverleibenden Mengen ausserordentlich grosse sein. Von einer 1 % Lösung muss eine junge Ratte mindestens 5 cbcm, ein wenige Wochen altes

Kaninchen etwa 40 cbcm, eine ebenso grosse Katze, entsprechend dem viel grösseren Gewicht ihres Gehirns, etwa das dreifache erhalten, wenn die Resultate ganz befriedigend ausfallen sollen. Mäuse vertragen die Injectionen überhaupt verhältnissmässig schlecht, und ich kann sie nicht zum Versuche empfehlen.

Ob es nicht besser wäre, statt solcher Flüssigkeitsmengen noch concentrirtere Lösungen anzuwenden, darüber fehlen mir Erfahrungen, vielleicht kann man auch durch Anwendung verschieden starker Lösungen das Resultat beeinflussen. Mir bewährte sich aber die 1% Lösung ausgezeichnet. Statt des theuren Ehrlich'schen Methylenblaus habe ich bei meinen letzten Versuchen das von Sig. Maier angegebene Methylenblau BX angewandt und damit dieselben Resultate erhalten.

Bei sehr schneller Resorption der tödtlichen Dosis fand ich von einer grossen Zahl gleichartiger Zellen nur den Kern, oder diesen und den Zellleib gefärbt, während nur ein langsameres Vorgehen zur vollständigen Färbung einzelner Zellen mit ihren sämmtlichen Ausläufern zu führen scheint. Es empfiehlt sich daher, die einzuführenden Mengen in mehreren Portionen mit Pausen von einer oder mehreren Stunden zu injiciren. Was dabei durch Nieren und Darm wieder ausgeschieden wird, kommt kaum in Betracht.

Zum Nachversuche empfehle ich einem jungen Kaninchen 20 cbcm einer 1% Lösung und nach zwei Stunden dieselbe Menge zu injiciren. Nach weiteren zwei Stunden ist das Thier meist schon in Agonie oder todt.

Die Erscheinungen, die die Thiere zeigen, sind sehr wenig charakteristisch und sehr geringfügig. Einige Male starben die Thiere plötzlich, wohl an einer Athem- oder Herzlähmung, gewöhnlich aber bleiben die Centren der wichtigen Lebensfunctionen zunächst unversehrt, die Thiere werden nur allmählich schwächer, ohne besondere Reiz- oder Herdsymptome zu zeigen, und sterben schliesslich unter allgemeinen, sehr lange dauernden Convulsionen. Nur bei den Mäusen beobachtete ich oft sehr bald Krämpfe, die aber nicht allgemein waren und die die Thiere überlebten, dann besonders häufig Kleinhirnerscheinungen, darauf Lähmungen, und oft plötzlichen Tod, offenbar an Zwerchfelllähmung. Bei den grösseren Thieren braucht man den Tod nicht abzuwarten, zum mindesten kann man die Agonie abkürzen.

Der Grund für das Zustandekommen einer vollständigen Färbung von nervösen Elementen bei den subcutanen Injectionen im Gegensatz zu den intravenösen liegt doch wohl auf der Hand. Der Farbstoff wird offenbar während des Lebens von den Nervenzellen und Fasern mit grosser Begierde angezogen und gebunden, und es können immer neue Mengen resorbirt werden und einwirken, während für die intravenöse Injection nur verhältnissmässig geringe Mengen verwendet werden können. Ausserdem scheint zur vollständigen Färbung eines Neurodendron, wie die Beschreibung der Bilder noch weiter zeigen wird, eine längere Einwirkungsdauer zu gehören, als sich bei der intravenösen Injection erreichen lässt. Allerdings sieht diese Erklärung ganz von der auch in die Handbücher der histologischen Technik übergegangenen Hypothese ab, dass die Methylenblaufärbung im Momente des Absterbens eintritt. Allein meine Versuche zeigten ganz deutlich, dass nicht nur die „Anlagerung" des Farbstoffes an die nervösen Elemente, sondern auch eine Oxydation während des Lebens stattfindet, was besonders an den Augen der Mäuse leicht zu beobachten war. Und falls nach dem Tode eine Reduction eintrat, was aber beim Gehirn durchaus nicht nothwendig geschehen muss, so findet die sekundäre Oxydation alsbald statt, so wie der Sauerstoff der Luft Zutritt erhält. Ich konnte also bei meinen Versuchen keinerlei Zusammenhang eines der drei Factoren, aus denen sich der Vorgang der Methylenblaufärbung zusammensetzt, mit dem Momente des Absterbens beobachten.

Was die weitere Behandlung der Objecte betrifft, so habe ich den Angaben Bethe's wenig hinzuzufügen. Die Stücke an der Luft oxydiren zu lassen, ist zum mindesten überflüssig, wenn nicht sogar schädlich, denn man darf nicht vergessen, dass nach der endgiltigen Oxydation die Färbung bald abblasst und diffus wird. Ich finde die oxydirende Wirkung des von Bethe angegebenen Gemisches ausgezeichnet, und werfe die Stücke sofort nach der Herausnahme in die Flüssigkeit, und zwar nachdem dieselbe vorher stark abgekühlt ist. Denn so nur konnte ich einem Uebelstande wenigstens etwas abhelfen, den ich bei der Fixirung immer beobachtete, ohne die Ursache finden zu können. Die Stücke waren nämlich an der Oberfläche stets blasser, als auf den Schnittflächen. Man darf daher keine gar zu kleinen Stücke nehmen, und achte besonders darauf, bei der Gross- und

Kleinhirnrinde mehrere Windungen im Zusammenhang zu lassen, um in der Tiefe der Furchen die Endausbreitungen der Dendriten gut zu erhalten. Andrerseits dringt wieder die Molybdaensäure sehr schwer ein, und zu grosse Stücke darf man nicht nehmen. Auch rathe ich alle Objecte bis zum nächsten Tage in der Flüssigkeit liegen zu lassen.

Ein grosser Vorzug der Methode ist es, dass sie ohne weiteres die Nachfärbung gestattet. Hierzu hat Bethe das Alauncarmin empfohlen, das sich aber für das Centralnervensystem wenig eignet. Ganz ausgezeichnet bewährte sich mir die Nachfärbung mit Eosin. Grade weil dieser Farbstoff alles fast ganz gleichmässig röthet, lässt er die blauen Figuren vorzüglich hervortreten. Daneben wandte ich auch Bismarckbraun an.

Bemerken muss ich noch, dass die Präparate bei starker Beleuchtung mittels Condensors und mit weiter Blende betrachtet werden müssen. Nur so treten die feinen Endausläufer der Dendriten genügend hervor.

Die Betrachtung der Bilder will ich mit denen der Kleinhirnrinde beginnen, von der ich ausging, und an der sich die Eigenschaften der Färbung am deutlichsten zeigen. Bei allen meinen ersten Versuchen erhielt ich nur eine unvollständige Färbung von Purkinje'schen Zellen, während alle anderen Nervenzellen — Gliazellen habe ich überhaupt nie gefärbt gesehen — höchstens eine schwache Kernfärbung zeigten. Auch als ich allmählich vollständigere Färbungen erzielte, konnte ich stets eine Vorliebe für die Purkinje'schen Zellen beobachten, und zwar neben der schon bekannten electiven Eigenschaft, die die Methode mit der Golgi'schen theilt, vermöge deren nur einzelne Zellen gefärbt werden. Dieselbe Vorliebe für gewisse Zellarten zeigte sich in allen Theilen des Centralnervensystems, und zwar seltsamerweise immer für die grössten Zellarten, so dass ich fast bezweifele, dass dies nur Zufall ist. So kamen auch weiter in der Kleinhirnrinde nächst den Purkinje'schen Zellen die grossen Körner- oder, wie sie v. Kölliker nennt, Golgi'schen Zellen zur Anschauung, dann weiter die Korbzellen, und zwar diese schon sehr selten annähernd vollkommen, während ich eine vollständige Färbung der kleinen Körner- und der Rindenzellen bis jetzt nicht erzielt habe. Die zahlreichen stark gefärbten Nervenfasern der Körnerschicht und der Markstrahlen erwiesen sich in der Haupt-

sache als die Nervenfortsätze der Purkinje'schen Zellen, gegen die die andern Fasern ganz zurücktraten.

Dass bei der Methode eine Vorliebe für gewisse Zellgattungen zu Tage tritt, ist ein Nachtheil, der sich aber durch die angedeutete Möglichkeit, sie zu variiren, zum grossen Teil wird beseitigen lassen. Doch wird hierin für manche Fragen auch ein Vorzug der Methode zu erblicken sein. Bei dem zum Nachversuche empfohlenen Vorgehen war das Resultat in dieser Beziehung schon so weit verbessert, als in einzelnen Windungen auch bei unvollkommener Färbung der Purkinje'schen Zellen wenigstens grosse Körnerzellen vollständig gefärbt wurden. Man darf aber die Mühe nicht scheuen, von allen Theilen des Kleinhirns Schnitte zu machen, denn die einzelnen Windungen zeigen meist einen ganz verschiedenen Ausfall der Färbung. Ebenso verhält es sich mit allen anderen Theilen des Gehirns und besonders mit dem Rückenmark.

Am leichtesten erhält man aber in der Kleinhirnrinde immer von den Purkinje'schen Zellen neben gar nicht und neben unvollständig gefärbten vereinzelte Exemplare, deren Dendriten bis zu den feinsten Ausläufern gefärbt sind, während der Nervenfortsatz an sehr viel mehr Zellen zu sehen ist. Wenn ich nun bei Injectionen von ungenügenden Mengen überhaupt nur Färbungen des Kerns und des Zellleibes oder doch nur der stärksten Aeste der Dendriten beobachtete, so geht daraus hervor, dass die Färbung am Kern und Zellleib beginnt und erst allmählich auf den Nervenfortsatz und die Dendriten übergeht. Und zwar scheint hierzu eine gewisse Zeit nöthig zu sein, denn bei der Injection der vollen tödtlichen Dosis habe ich an einer grossen Anzahl Purkinje'scher Zellen eine sehr starke Färbung des Zellleibes mit den Hauptästen der Dendriten gesehen, ohne dass eine einzige Zelle vollständig gefärbt erschien.

Ein Beispiel einer gut gefärbten Purkinje'schen Zelle gebe ich in Fig. 1. Ganz deutlich sieht man einen wirklichen Baum vor sich, dessen Reiserchen alle frei enden, und nicht etwa ein Geflecht. Aber das Bild, das vor dem durch die Golgi'schen Methoden darstellbaren den Vorzug hat, dass der Kern deutlich hervortritt, zeigt trotz der grossen Uebereinstimmung mit den Silberbildern einige nicht unwesentliche Abweichungen: Vor allem sind die Dendriten überall vollständig glatt.

Und ebenso wenig wie an den Purkinje'schen Zellen, für die ja ein dichter Besatz mit Zacken charakteristisch ist, habe ich anderwärts diesen Besatz wahrnehmen können. Ebenso constant wie die Purkinje'schen Zellen weisen die Pyramidenzellen der Grosshirnrinde an ihrem äusseren Protoplasmafortsatz den Besatz mit starken Zacken auf, aber auch dieser erscheint in meinen Präparaten ganz glatt. Wenn nun schon jetzt die meisten Forscher geneigt sind, für den Besatz mit Spitzen die Golgi'sche Methode verantwortlich zu machen, so erfährt diese Ansicht durch die Methylenblaubilder die sicherste Bestätigung.

Dass bei den Golgi'schen Verfahren, wie allgemein angenommen wird, nicht nur die Zelle selbst imprägnirt wird, sondern auch ein Niederschlag auf ihre Oberfläche stattfindet, dem entspricht vollkommen die Beobachtung, dass an meinen Präparaten die Dendriten ohne Zweifel bedeutend feiner erscheinen als bei der Silberimprägnation. Zugleich fällt an ihnen eine sehr scharfe Abstufung in der Dicke auf. Die Fortsätze spitzen sich nirgends zu, sondern verlieren nur von ihrer Stärke, wo sie sich gabeln oder einen Zweig abgeben. Und auch die feinsten Endausläufer bleiben sich in ihrem kurzen Verlaufe in der Stärke gleich und laufen nicht spitz zu, sondern enden wie abgeschnitten.

Die Anschwellung, welche am Nervenfortsatz nicht weit von der Zelle zu sehen ist, beobachtete ich sehr oft, nicht nur an den Purkinje'schen Zellen. Da die Silberbilder nichts davon zeigen, sich vielmehr hier der Nervenfortsatz grade durch seine glatte Beschaffenheit auszeichnet, ist die Verdickung wohl als Kunstproduct anzusehen. Auch wo sie sich nicht findet, ist es meist leicht, den Nervenfortsatz zu erkennen. Gewöhnlich zeichnet er sich schon durch eine viel dunklere Färbung vor den Dendriten aus, ferner durch sein gleichmässiges Kaliber, auch wo er Kollateralen abgiebt, und durch seine homogene Beschaffenheit im Gegensatz zu der körnigen, die die Dendriten mit dem Protoplasma des Zellleibes selbst theilen.

Dieselbe Uebereinstimmung mit den Silberbildern mit denselben Abweichungen wie an den Purkinje'schen Zellen ist an den Pyramidenzellen der Grosshirnrinde zu sehen, wie Fig. 2 zeigt. Die Grosshirnrinde ergiebt bei der Methode, man mag vorgehen, wie man will, fast immer wenigstens in einzelnen Abschnitten vorzügliche Resultate. Das Bild, welches sich hier

darbietet, ist dadurch charakterisirt, dass die Färbung an den grössten Pyramidenzellen beginnt, und man an gelungenen Präparaten einzelne von ihnen vollkommen gefärbt sieht, während nach der Oberfläche zu die Färbung blasser wird und die kleinsten Pyramiden gar nicht mehr gefärbt sind, wogegen die nach der Oberfläche verlaufenden Fortsätze der grossen Zellen weithin zu verfolgen sind.

In den Bulbi olfactorii imponiren die beiden Reihen der Mitralzellen, ähnlich wie die Reihen der Purkinje'schen Zellen. Auch hier zeigten einzelne Zellen eine gute Färbung der Ausläufer. Besser noch färben sich die längsgestellten grossen Nervenzellen.

Auch für die grossen Zellen des Pes hippocampi zeigt sich eine Vorliebe, und ebenso kann man am Hirnstamm überall dieselben Eigenthümlichkeiten wie an der Rinde beobachten.

Sehr schöne Bilder erhielt ich von der Medulla oblongata und besonders dem Boden der Rautengrube, wo auch bei ungenügenden Injectionen immer sehr bald die Nervenursprünge hervortraten. Weiter färben sich in allen Knoten Zellen, und besonders wieder die grössten, oft in ganz vollkommener Weise.

Dasselbe Hervortreten der Nervenwurzeln ist am Rückenmark zu beobachten, wo aber im Uebrigen meine bisherigen Resultate hinter den im Gehirn erhaltenen sehr zurückbleiben. Schwer zu erklären ist die Beobachtung, dass sich an den Nervenwurzeln die Färbung selten weiter fortsetzt als bis zu ihrem Austritt aus dem Mark, und noch seltsamer erscheint dieses Verhalten dadurch, dass die Intervertebralganglien wiederum oft gefärbt sind.

Ebenso verhält sich der Grenzstrang des Sympathicus, dessen Knoten oft eine recht gute Färbung aufweisen, während der Strang selbst ungefärbt bleibt. Es stimmt dieses Verhalten damit überein, dass durch die subcutane Injection das peripherische Nervensystem sich sehr schwer darstellen lässt.

Schliesslich will ich noch erwähnen, dass ich bei einem Versuche an einer trächtigen Maus den Uebergang des Farbstoffes auf die Embryonen beobachtete. Leider konnte ich die Versuche nicht an grösseren Thieren fortsetzen, vielleicht gelingt es aber so auch am Embryo auf einem ganz anderen Wege dieselben Bilder zu erhalten, die wir bisher nur den Golgi'schen

Methoden verdankten. Dass auch hier die directe Einverleibung des Methylenblaus in den Kreislauf schwerlich brauchbare Resultate ergeben wird, haben mir Versuche gezeigt, Hühnerembryonen vom Dotterkreislauf aus zu injiciren.

Herr Prof. Hertwig hat meiner Arbeit das lebhafteste Interesse in wachsendem Maasse zugewendet, Herr Dr. Kopsch mich mit seiner reichen Erfahrung über die Methylenblaumethode vielfach unterstützt. Beiden Herren spreche ich meinen Dank aus.

Studien über die Structur des Knochengewebes.

Von

Dr. med. **N. Matschinsky.**

Hierzu Tafel XI.

Bekanntlich ist das Knochengewebe sowohl auf Grund seiner Entwickelungsgeschichte als vermöge seiner Fähigkeit beim Kochen Leim zu liefern als auch einiger anderer Eigenschaften schon längst in die Gruppe der Bindesubstanzen eingereiht. Directe Beweise dafür, d. h. solche, die sich auf eine Structuridentität stützen, sind aber noch bei weitem nicht gegeben. Freilich machte schon Sharpey den Versuch einer solchen Beweisführung (Quain's Anatomy, Bd. I); an Schnitten aus mittelst Salzsäure entkalkten Knochen gelang es ihm nämlich, den faserigen Aufbau der Grundsubstanz deutlich zu sehen. und deshalb behauptet er, diese Grundsubstanz bestehe aus einem Geflechte von Fasern. Doch erfreute sich diese Behauptung Sharpey's keines Erfolges. Kölliker (Handbuch der Gewebelehre 4. Aufl.), der die Präparate Sharpey's zu sehen bekam, bestätigt zwar, dass an denselben die faserige Structur wirklich deutlich hervortrete, und sagt weiter, indem er die Architektur der Grundsubstanz schildert, dass an Flächenschnitten

die Knochensubstanz nicht selten faserig erscheine, doch kommt er am Ende zu dem Schlusse, dass das „Knochengewebe aus einem engen Gemische von organischen und unorganischen Verbindungen in Gestalt von dicht zusammengedrängten feinen Körnchen zusammengesetzt sei“. Spätere Forscher verhielten sich ebenfalls misstrauisch zu der erwähnten Entdeckung Sharpey's. So sagt Ranvier (Traité technique, p. 814), dass trotz genauer Wiederholung der von Sharpey angegebenen Behandlungsweise es ihm doch nie den faserigen Aufbau zu sehen gelang, und auch Rollet in seiner Abhandlung im Stricker'schen Handbuche spricht sich darüber folgendermaassen aus: „die regelmässigen Rhomben, welche sich Sharpey an solchen Lamellen darboten und die auch Kölliker an des ersteren Präparaten gesehen hat, scheinen nur unter ganz besonderen Bedingungen aufzutreten.“

Unsere gegenwärtigen Kenntnisse über den Bau des Knochengewebes rühren hauptsächlich von Ebner her. In seiner grundlegenden Arbeit, welche eine ausführliche Schilderung sämmtlicher Bestandtheile der Knochen enthält, bespricht er in besonders eingehender Weise den Bau der Grundsubstanz, wobei er eine Reihe thatsächlich begründeter stichhaltiger Beweise liefert für die Annahme, dass diese Grundsubstanz aus collagenen Fäserchen bestehe. Gestützt auf zahlreiche Untersuchungen von Quer- und Längsschnitten sowie von Zupfpräparaten (hergestellt nach Behandlung der Knochen mit einem Gemische von 10—15 % Kochsalzlösung und 1—3 % Salzsäure), sowie bei Nachprüfung der gewonnenen Ergebnisse durch Untersuchung der Knochen im polarisirten Lichte und mittelst mancher anderer Verfahren, kam er zu folgenden Schlüssen:

„Die Grundsubstanz besteht aus glatten, keine Zweige abgebenden Fasern, deren Feinheit an die Fasern der Hornhaut erinnern. Diese Fäserchen vereinigen sich zu Bündeln, und aus letzteren entstehen die gewöhnlich zu beobachtenden Lamellen.“

Auf Schliffen und Schnitten verlaufen die Lamellen bildenden Bündel theils parallel theils sich unter mehr oder weniger spitzen Winkeln kreuzend, dabei anastomosirend und gegen einander Fäserchen austauschend, und in Folge solcher Anastomosen entstehen rhomboide Zwischenräume, welche zum Durchtritte

der Knochenkanälchen dienen. Die Fasern, Bündel und Lamellen sind von einander durch eine Zwischensubstanz, die sogen. Kittsubstanz, getrennt; zwischen den Fasern ist dieselbe in minimaler, zwischen den Bündeln und Lamellen in weit grösserer Menge vorhanden. Diese Kittsubstanz ist von Kalksalzen durchdrungen, während die Fasern weich bleiben." — Was die Frage betrifft, warum an Quer- und Längsschnitten und Schliffen uns die einen Lamellen gestreift, die anderen punktirt erscheinen, so erklärt Ebner diesen Umstand dadurch, dass in zwei neben einander liegenden Lamellen die Fasern stets in zwei zu einander senkrechten Richtungen verlaufen, so dass sie in den gestreiften der Länge nach, in den punktirten quer durchschnitten sind. Doch vermögen die Fibrillen zweier neben einander liegenden Lamellen auch sich unter spitzen Winkeln zu kreuzen, und selbst solche Fälle kommen vor, wo alle Fasern in ein und derselben Richtung verlaufen, wobei aber dann der lamellenartige Bau nur schwach angedeutet erscheint. — Was das Verhalten der Knochenkörperchen zu den Fasern und Lamellen anbetrifft, so neigt sich Ebner der Ansicht zu, dass die Knochenlakunen und Kanälchen überall von einer Schicht Kittsubstanz abgegrenzt seien, die eine Art Kapsel bildet, sonst aber, allem Anscheine nach, sich durch nichts von der übrigen Kittsubstanz unterscheidet. Die Knochenkörperchen verhalten sich zu den Lamellen meistentheils so, dass sie zwischen denselben liegen, manchmal jedoch erscheinen sie auch innerhalb der Lamellen gelagert, dabei die Fibrillen auseinander drängend[1]).

Diese Darstellung der feineren Knochengewebsstructur, wie sie Ebner auffasst, ist in ihren Hauptzügen durch die Untersuchungen von Kölliker[2]) und Brösike[3]) bestätigt worden, doch stellten beide Verfasser den Erörterungen Ebners auch manche sehr wesentliche Einwände entgegen. So fand Brösike mittelst einer besonderen Behandlungsweise entkalkter Knochen mit Osmium- und Oxalsäure, dass erstens die Knochenfibrillen

1) Ebner, V. v. Ueber den feineren Bau der Knochensubstanz. Wiener Sitzungsberichte, 1876, Bd. 72.

2) Kölliker, Verhandl. d. Würzb. phys.-med. Ges. 1886 (Der feinere Bau d. Knochengewebes). Ebenso Handb. d. Gewebel. 6. Aufl. 1889.

3) G. Brösike, Ueber die feinere Structur des normalen Knochengewebes. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 21, 1882.

keineswegs so fein seien, wie Ebner sie wiedergiebt: in Gestalt von feinen Linien könne man sie nämlich schon bei mittlern Vergrösserungen sehen (Hartnack, Oc. III, Obj. VII), während bei stärkerer Vergrösserung dieselben sich selbst als doppelcontourirte Streifen darbieten (Hartnack, Immersion X). Was schliesslich das gegenseitige Verhalten der Fasern, Bündel u. s. w. anlangt, so behauptet Brösike, dass „die Knochenfibrillen an allen dünneren und leichter durchsichtigen Objecten sich keineswegs durchflechten oder durchsetzen, sondern in einfacher Lage geschichtete parallele Faserzüge bilden können, welche sich unter sehr verschiedenen Winkeln kreuzen. In diesem Falle würde also eine primäre Lamelle nicht dargestellt sein durch ein, wenn auch noch so einfaches Flechtwerk, sondern durch eine einfache Lage von nebeneinander liegenden, jedoch durch Kittsubstanz in regelmässigen Zwischenräumen getrennten, parallelen Fibrillen, welche sich in annähernd einer Ebene befinden (S. 760)".

Annähernd in derselben Weise hinsichtlich des letzteren Punktes spricht sich Kölliker aus. Seiner Ansicht nach bilden die Fibrillenbündel keineswegs Anastomosen, und das Flechtwerk darf als nur scheinbar betrachtet werden, denn thatsächlich kommt weder Theilung noch Anastomosirung der Fasern vor, sondern dieselben verlaufen einfach nebeneinander und nur stellenweise weichen sie zum Durchtritte der Knochenkanälchen auseinander. Auch bezüglich der Frage über das Vorhandensein von Kittsubstanz gehen die Ansichten Kölliker's und Ebner's ziemlich weit auseinander. Ebner untersuchte dünne Knochenschliffe, nachdem er dieselben auf einer Platinplatte verbrannte oder bei 120° C. auskochte, wobei er an den Querschliffen feine Poren, an Längsschliffen feine Röhrchen gewahrte, und diese Erscheinung erklärt er dadurch, dass die Poren und Röhrchen den Knochenfibrillen entsprechen, welche das Verbrennen resp. Kochen zum Verschwinden gebracht hat. Daraus folgert er dann, dass die Kalksalze nur mit der Kittsubstanz verbunden seien, die Fäserchen selbst aber keinen Kalk enthalten. Kölliker, der diese Versuche wiederholt hat, kommt aber zu ganz entgegengesetzten Schlussfolgerungen. Seiner Meinung nach ist der Durchmesser der erwähnten Poren und Röhrchen so gross und stehen dieselben so weit auseinander, dass sie in keiner Weise

den Fibrillen entsprechen können. Abgesehen davon, scheint ihm das blosse Vorhandensein von Kittsubstanz noch durchaus zweifelhaft; wohl ist es möglich, dass zwischen den Fasern, Bündeln und Lamellen eine minimale Menge derselben gelagert sei, doch kann diese Vermuthung weder mikroskopisch, noch auf chemischem Wege bewiesen werden. Angesichts dieser Thatsache und auch mancher anderer Auseinandersetzungen glaubt er sich zu der Annahme berechtigt, dass die Kalksalze nicht die Kittsubstanz, sondern die Fibrillen selbst durchsetzen.

Zieht man das Voraufererörterte in Betracht, so wirft sich eine Reihe von Fragen auf: wie dick nämlich seien denn in der Wirklichkeit die Knochenfibrillen und ihre Bündel? — In welchem Verhalten zu einander stehen die Bündel und Lamellen? — Ob denn in der That eine Kittsubstanz zwischen den Fibrillen, Bündeln und Lamellen gelagert sei? — Alle diese Fragen sind von grösster Wichtigkeit, da offenbar, falls dieselben unentschieden bleiben, das genaue Studium der feineren Knochengewebestructur zur völligen Unmöglichkeit wird. Dem ungeachtet sind wir noch bis jetzt, angesichts der in dieser Richtung herrschenden Widersprüche, nicht im Stande eine einwurfsfreie Antwort zu liefern. Es fragt sich aber, wodurch sind denn eigentlich die erwähnten widersprechenden Anschauungen bedingt? Offenbar ist der Grund hierfür zunächst in einer Mangelhaftigkeit der bisher üblichen Untersuchungsmethoden zu suchen, die in der That so lückenhaft sind, dass sie leicht zu willkürlichen Auseinandersetzungen Anlass geben. Untersuchen wir nämlich die Fibrillen und ihre Bündel in situ, an feinen Flächenschnitten von Knochenknorpel, oder, wie es Kölliker empfiehlt, an isolirten Haversischen Lamellensystemen, den sogenannten „Claviculi Gagliardi“, wie man sie von lange Zeit in dünnem Spiritus oder dünner Chromsäure macerirten entkalkten Stücken der Substantia compacta von grossen Röhrenknochen gewinnt, so gelingt es uns zwar die faserige Structur der Grundsubstanz ziemlich deutlich zu Gesicht zu bekommen, doch sind die Contouren der einzelnen Elemente so wenig ausgeprägt, dass, meiner Meinung nach, irgend welche genaue Messungen oder Beobachtungen des gegenseitigen Verhaltens kaum möglich sind. Und dass dies in der That höchst schwierig ist, beweist Ebner selbst, indem er den Gang der Fibrillen und Faserbündel schildernd, sich auf

mannigfache Zusammenstellungen zu stützen genöthigt ist, und auch Kölliker, obwohl er in seinem Handbuche (S. 285) behauptet, dass „der Verlauf der Knochenfibrillen und ihrer Bündel sich noch genauer feststellen lässt durch Verfolgung derselben in situ, wie dies an isolirten Haversi'schen Hauptlamellen macerirter Knochenknorpelstücke möglich ist", äussert sich kurz vorher darüber etwas anders, nämlich: „So gewinnt es den Anschein, als ob die Fibrillenbündel unter einander anastomosiren oder ein Flechtwerk bildeten, während der wahre Sachverhalt wahrscheinlich der ist, dass dieselben einfach nebeneinander verlaufen etc." (S. 284). In keiner Weise bessere Resultate liefert die Untersuchung isolirter Präparate, die man durch Abschaben kleiner Stücke von der Oberfläche entkalkter Knochen gewinnt. Zwar behauptet Ebner, der diesen Vorgang empfahl, an solchen Präparaten könne man sehen, dass „die Fäserchen in sehr dichte Bündel angeordnet seien, welche vielfach unter einander anastomosiren, indem sie Fäserchen gegen einander austauschen etc.", jedoch stehen die seiner Abhandlung beigelegten Abbildungen mit dieser Behauptung wenig in Einklang (Taf. I, Fig. 5, 6, 9 und 10). Wie wenig beweiskräftig diese Präparate sind, ist auch aus den Worten Kölliker's zu erschliessen, zufolge deren „die frei stehenden Enden der Bündel, die man häufig in ziemlicher Länge zu Gesicht bekommt (Fig. 227), sich niemals theilen oder Seitenäste abgeben..." (Handbuch S. 284). Was die übrigen Untersuchungsmethoden anbelangt, so sind sie noch weniger zuverlässig, weshalb ich auf deren Schilderung wohl verzichten kann.

Mit Recht also glauben wir behaupten zu können, dass eben die schwachen Seiten der heutzutage üblichen Forschungsmethoden am meisten daran Schuld tragen, dass die faserige Structur des Knochengewebes noch bis jetzt nicht von allen Forschern anerkannt, wenigstens nicht als endgültig bewiesen erachtet wird. In einer Reihe noch vor Kurzem veröffentlichter Arbeiten zum Beispiel bestrebt sich Zachariadès[1]) zu beweisen, die Knochensubstanz bestehe nicht aus den von Ebner beschriebenen Bindegewebsfasern, sondern aus den Sharpey'schen Fibrillen und aus einem protoplasmatischen von den Fort-

1) Comptes rendus de la soc. de Biol. 1889—91 und Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. X, 1894.

sätzen der Knochenzellen gebildeten Netze (un réseau de nature protoplasmatique). In Anbetracht dieses musste behufs des Knochengewebestudiums eine solche Methode gefunden werden, welche alle Bestandtheile der Knochen so klar und deutlich veranschaulichte, dass hiermit alle Widersprüche und Zweifel von selbst aufgehoben wären. In dem von mir empfohlenen Verfahren glaube ich eine solche Methode gefunden zu haben.

In meiner im Jahre 1891 als Inaug.-Dissertation in russischer und alsdann im Jahre 1892 in einem ausführlichen Auszuge nebst einigen Ergänzungen in deutscher Sprache veröffentlichten Arbeit (Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXIX) erwähnte ich in einem besonderen Anhange einiger Thatsachen bezüglich der normalen Knochengewebsstructur und unter anderem auch des eigenthümlichen Verhaltens der Silberlösungen zu den gestreiften und punctirten Lamellen. Wird nämlich ein dünner, sorgfältig polirter Knochenschliff auf einige Minuten in eine 1% Lösung von Argentum nitricum gebracht, dann gewaschen, getrocknet und in Canada-Balsam eingelegt, so erscheinen unter dem Mikroskope die punctirten Lamellen fast farblos, die gestreiften dagegen braun gefärbt. Damals, als ich dieses niederschrieb, hatte ich nur die ersten Versuche einer Anwendung von Argentum nitricum zum Zwecke des Studiums der feineren Knochenstructur gemacht; auch war die Technik dieses Verfahrens von mir noch nicht genügend erprobt worden, weshalb ich mich nur mit einer kurzen Erörterung der erwähnten Thatsache begnügte. Wie es sich aber später herausgestellt hat, liefert die Anwendung von Silberlösungen zum Behufe des Studiums der feineren Knochengrundsubstanzstructur so zuverlässliche Ergebnisse, wie sich deren keine andere von den bis vor Kurzem dienlichen Methoden rühmen konnte.

Da die Technik der Herstellung der Knochenschliffe in meiner Untersuchungsmethode die Hauptrolle spielt, so erachte ich es für unerlässlich, derselben eine eingehende Schilderung zu widmen, obwohl es zum Theil eine Wiederholung dessen sein wird, was ich schon früher beschrieben habe (l. c.).

Als Untersuchungsmaterial dienten mir ausschliesslich menschliche Röhrenknochen, wobei ich sowohl macerirte, als auch frische Knochen benutzte. Von solchen Knochen sägt man möglichst dünne Plättchen ab, der Längs- und Querrichtung nach,

und auch Flächenschliffe, welche man dann alle noch einer weiteren Verfeinerung unterwirft. Selbstverständlich eignen sich zum Zwecke der Untersuchung der Grundsubstanzstructur am besten Längs- und Flächenschliffe, da an denselben die Knochenlamellensysteme sowohl von der Seite, als auch en face zu beobachten sind. Um hinreichend feine Schliffe zu erzielen, verfahre ich folgenderweise: die eine von den beiden Oberflächen des Knochenplättchens wird zunächst auf einer flachen breiten Glattfeile[1]) so lange geschliffen, bis sie von allen Unebenheiten befreit wird; mit dieser Fläche klebt man es nun auf ein Brettchen, einen Stein oder ein Mattglas auf. Zum Aufkleben bedient man sich entweder einer dicken Lösung von Gummi arabicum oder noch besser des käuflichen, sogenannten Knochenleims, welcher aus dem gewöhnlichen Tischlerleim hergestellt wird, da derselbe sehr schnell trocknet und eine zuverlässige Befestigung bewirkt. Nachdem die Platte befestigt ist, geht man mit der Schleifung der anderen freien Oberfläche derselben zu Werke, wobei man sich anfangs gröberer und allmählich immer feinerer Schleifsteine bedient und damit so lange fortfährt, bis die Platte durchzuscheinen anfängt; alsdann wird dieselbe abgeklebt, indem man sie mit etwas Wasser betupft, und die weitere Verfeinerung wird durch Reiben zwischen zwei Mattgläsern bewerkstelligt, da nur auf dieser Weise eine gleichmässige Dicke aller Theile des Schliffes zu erzwecken ist, was sehr wichtig erscheint. Am besten verfährt man dabei folgendermaassen: auf eins der zu verwenden Mattgläser schüttet man ein wenig Schmergelpulver, benetzt dasselbe mit etwas Wasser und reibt dann zwischen den Gläsern so lange bis es ganz fein geworden ist, was sich dadurch kundgibt, dass das Pulver in eine gleichmässig dünne Schicht vertheilt wird, das Gefühl von Kratzen dabei verschwindet und die Gläser völlig frei übereinander gleiten. Nun wird zwischen die Gläser ein Knochenschliff gebracht und wieder gerieben; dank dem beigemengten Pulver geht die Verfeinerung sehr schnell von Statten, da aber dasselbe auf den beiden Ober-

1) Gute für Anfertigung von Knochenschliffen brauchbare Glattfeilen sind in den Uhrmacherladen käuflich; es giebt deren eine Anzahl verschiedener Nummern, von N. 0—7, von denen letztere so feine Kerbungen besitzt, dass sie nur unter dem Mikroskope sichtbare Schrammen hinterlässt.

flächen ziemlich grobe Schrammen hinterlässt, so darf die Verfeinerung auf diese Weise nicht bis zu Ende gebracht werden, vielmehr muss das Pulver abgewaschen und der Schliff weiter einfach zwischen den beiden Mattgläsern gerieben werden. Nachdem dies geschehen, wird das Plättchen sorgfältig polirt um alle Schrammen zum Verschwinden zu bringen. Dieser Moment der Behandlung kann als der feinste aber auch wichtigste gelten. Wird der Schliff für ganz gewöhnliche Zwecke verfertigt, d. h. beabsichtigt man keine nachträgliche Behandlung mit Silber, so bleiben die feinsten Schrammen selbst bei Untersuchung in Luft fürs Auge unsichtbar, wird dazu noch das Präparat in Canada-Balsam eingelegt, so kann das Poliren vollends ausgeschlossen werden. Ganz umgekehrt verhält sich die Sache, wenn man eine nachträgliche Behandlung mit Silber im Auge hat. Da stellt sich jede, wenn auch die feinste Schramme als gerader schwarz oder braun gefärbter Streifen dar, und finden sich im Präparate solcher Streifen mehrere, so wird dasselbe für die Untersuchung ganz unbrauchbar. Es sollen deswegen für das Schleifen nur die besten feinkörnigen Schleifsteine oder sehr gute Mattgläser gewählt werden. Doch möchte ich die Aufmerksamkeit darauf lenken, dass selbst die besten Steine und Gläser zuweilen nur nachdem sie vorher ein wenig abgerieben worden sind ganz brauchbar werden. Das Poliren selbst wird sehr einfach vollführt — das Präparat wird bloss mit dem Finger festgehalten — und dauert so lange fort, bis die beiden Flächen des Schliffes einen spiegelklaren Glanz erworben haben. Nun kann man das Präparat für die weitere Behandlung brauchen, nur in denjenigen Fällen, wo als Material mit Fett durchtränkte Knochen dienten, soll letzteres vorläufig mittelst Aether, Benzin oder Xylol ausgezogen werden [1]).

Was die nachträgliche Behandlung mit Silber anbelangt, so wird dieselbe folgendermaassen ausgeübt: man bringt zunächst den Schliff in destillirtes Wasser, wonach man ihn in ein Schälchen mit einer 1 % Silberlösung überführt und letzteres unmittel-

1) Man könnte wohl glauben, die soeben beschriebene Anfertigung von dünnen Schliffen nehme zu viel Zeit und Geduld in Anspruch. Dem ist aber nicht so. In der Hand des geübteren geht die Sache sehr schnell von Statten. Ich zum Beispiel verwende zur Herstellung eines guten Schliffes nie mehr als 10—15 Minuten.

bar dem Licht aussetzt. Sobald der bis dahin durchsichtige Schliff eine leicht braune Färbung anzunehmen beginnt, wird er herausgenommen, sorgfältig in destillirtem Wasser ausgespült, um ihn von überschüssigem Silber zu befreien, und schliesslich zwischen zwei Bogen Fliesspapier getrocknet. Besichtigen wir jetzt das Präparat, so bemerken wir zunächst, dass dessen beide Oberflächen ihren vorher spiegelklaren Glanz eingebüsst haben und etwas matt geworden sind, was dadurch bedingt wird, dass das Silber auf der Oberfläche einen feinkörnigen, die Untersuchung störenden Niederschlag bildet. Um denselben zu beseitigen genügt es, die beiden Flächen des Präparates auf einem Schleifstein oder Mattglas etwas abzureiben; doch ist dabei grosse Vorsicht geboten: Da das Silber nicht tief eindringt, sondern nur die oberflächlichen Schichten färbt, so könnte man bei etwas zu energischem Reiben leicht die ganze gefärbte Schicht mit entfernen. Haben nunmehr beide Flächen ihren früheren spiegelklaren Glanz wiedererlangt, so erübrigt es nur noch das Präparat in Canada-Balsam einzuschliessen. Beabsichtigt man dabei nur den Gang und die Ausbreitung der Knochenfibrillen genau zu verfolgen, so ist flüssiger Balsam vorzuziehen, welcher die Knochenkanälchen ausfüllend, sie für das Auge unsichtbar macht.

Noch besser gestaltet sich die Imprägnation mit Silber, wenn man sie im Dunklen vollbringt. Zu diesem Behufe stellt man das Schälchen mitsammt der Silberlösung und dem Präparate in einen völlig dunklen Schrank und lässt es dort zwei Stunden lang verweilen (im Wärmeschrank bei 36° C. geht das Imprägniren zweimal schneller von Statten). Alsdann wird das Präparat in Wasser abgespült und weiter genau so behandelt, wie ich es oben beschrieben habe. Dieses letztere Verfahren bietet den Vortheil, dass das Silber dabei in die tieferen Schichten eindringt, das nachfolgende Poliren längere Zeit fortdauern kann und man das Präparat sehr rein, frei von störenden Niederschlägen an der Oberfläche behält. Nur ist darauf Bedacht zu nehmen, dass, falls man das Präparat alsdann nicht an einem vollständig finsteren Orte aufhebt, es nach 2—3 Monaten so düster wird, dass es sich für die Untersuchung nicht mehr eignet.

Untersuchen wir nun ein auf diese Weise hergestelltes Präparat unter dem Mikroskope, so sehen wir, dass die Fasern und Bündel dunkelbraun, fast schwarz gefärbt erscheinen, die Zwi-

schensubstanz aber farblos geblieben ist; die Knochenlakunen stellen sich als eckige, mitunter sternige Räume dar, während die mit Canada-Balsam ausgefüllten Knochenkanälchen unsichtbar geworden sind. Stellt sich nun eine Haversische Knochenlamelle dem Beobachter von der Seite dar, so zeigen sich nur diejenigen Lamellen gefärbt, in denen die Fasern in der Richtung der Fläche des Präparates verlaufen[1]).

Beabsichtigt man endlich auch das Verhalten der Knochenkanälchen zu den Knochenfibrillen genau zu verfolgen, so muss man zu diesem Zwecke auch die Wandungen der Kanälchen mit Silber imprägniren, was leicht dadurch zu erzielen ist, dass man einen ganz fertigen, d. h. einen dünnen und polirten Schliff etwas längere Zeit (5—6 Stunden im Wärmeschrank bei 36°) in der Silberlösung liegen lässt. Auch kann man sich dafür folgenden Verfahrens bedienen: das Knochenplättchen wird anfangs nur so lange geschliffen, bis es leicht durchzuscheinen beginnt, wonach man den Schliff, ohne ihn zu poliren, direkt in die Silberlösung bringt und in derselben 24 Stunden lang verweilen lässt; alsdann wird er sorgfältig gewaschen, getrocknet, zu Ende geschliffen, polirt, wiederum in die Silberlösung gebracht u. s. w. Nur ist für derartige Präparate eine Einschliessung in flüssigen Canada-Balsam unbedingt erforderlich, damit die Contouren der Kanälchen schärfer hervortreten.

Jetzt wollen wir nun darüber Aufschluss geben, was an so behandelten Präparaten zu sehen ist. Ungeachtet dessen, dass ich eine von der Ebner'schen ganz verschiedene Methode angewandt habe, sind doch die von mir gewonnenen Ergebnisse denen Ebners ziemlich ähnlich, so dass ich die Resultate des gen. Beobachters nur in Einigem zu berichtigen und zu vervollständigen habe. — Beobachten wir eine Lamelle irgend eines Haversischen Systemes en face — und solche Stellen, wie bereits gelegentlich oben erwähnt wurde, sind an Flächenschliffen nicht schwer aufzufinden —, so bemerken wir zunächst, dass sie aus feinsten Fäserchen zusammengesetzt ist, welche sich zu Bündeln von sehr verschiedener Dicke anordnen, wobei die Fasern in den Bündeln so eng nebeneinander liegen, das sie nur an den-

1) Die Zusammensetzung der Bündeln aus Fasern ist nur an frisch bereiteten Präparaten, d. h. an solchen, welche noch nicht zu sehr vom Einfluss des Lichtes gelitten haben, deutlich zu erkennen.

jenigen Stellen einzeln zu erkennen sind, wo die Bündel Anastomosen bilden, d. h. Fäserchen gegen einander austauschen. Dass die Bündel in der That sich theilen und untereinander anastomosiren, wobei sie stellenweise rhomboide Zwischenräume hinterlassen, ist gegenüber den Einwänden von Kölliker und Brösike leicht zu erkennen. — Was die Breite der Bündel anbelangt, so haben genaue Messungen erwiesen, dass sie ein μ nicht übersteigen, und mir scheint es befremdend, wie Kölliker und Ebner dieselbe gleich 3,0—3,5 μ finden konnten; der Grund dafür wäre vielleicht darin zu suchen, dass an ungefärbten aus Knochenknorpel hergestellten Präparaten die Contouren der Bündel etwas verwischt erscheinen, was bei den Messungen zu groben Irrthümern Veranlassung geben kann. Dass die Bündel wirklich die von mir gefundene Breite besitzen, kann übrigens auch an ungefärbten Schliffen bewiesen werden, wenn man dieselben vorher vorsichtig zerzupft; an den Rändern der dadurch entstehenden Spalten kommen dann viele auf eine weite Strecke isolirte Bündel und selbst einzelne Fasern zur Erscheinung (Fig. 1), und diese Bündel sind nun eben so breit wie die an gefärbten Schliffen zu beobachtenden. Das Verhalten der Bündel gegen einander hat sich als sehr mannigfaltig erwiesen. Am häufigsten verlaufen sie mehr oder weniger parallel, wobei sie aber nur selten einer geraden Richtung folgen, meistentheils bieten sie einen wellenartigen Gang dar (Fig. 2—3). Stellenweise kreuzen sie sich unter sehr verschiedenen Winkeln, wobei man den mannigfaltigsten Bildern begegnen kann: dort wo die Bündel sich regelrecht kreuzen, stellt sich ein Gewebe dar, welches auf den ersten Anblick an einen kunstvoll gewebten Stoff mit zierlicher Zeichnung erinnert (Fig. 3); an anderen Stellen bilden die Bündel ein filzähnliches Geflecht; endlich können aus primären Bündeln secundäre entstehen, welche sich ebenfalls unter den verschiedensten Winkeln kreuzen (Fig. 2). Auch solche Stellen kommen vor, wo die Bündel einander so durchflechten, dass sie die Structur von Netzhäuten vortäuschen könnten; es bilden nämlich die feinsten Bündel ein von zahlreichen Oeffnungen verschiedener Grösse durchbohrtes Geflecht. Am häufigsten beobachtet man eine derartige Structur an aus den oberflächlichsten Knochenschichten hergestellten Flächenschliffen, d. h. an den dem Periost näher liegenden Hauptlamellen (Fig. 4).

Richten wir jetzt unser Augenmerk auf solche Stellen im Präparate, wo die Knochenlamellen sich dem Beobachter von der Seite darstellen, wo zum Beispiel ein ganzes Havers'sches System im Quer- oder Längsschnitt zur Erscheinung kommt, so sehen wir folgendes: in einzelnen Havers'schen Systemen haben alle Lamellen annähernd ein und dieselbe Breite und erscheinen dabei scharf von einander getrennt; es verlaufen in diesem Falle die Bündel zweier neben einander liegenden Lamellen in auf einander senkrechten Richtungen und es ist zwischen denselben kein Zusammenhang wahrzunehmen; in anderen Systemen dagegen sind neben schmalen, nur aus einer Schicht von Bündeln bestehenden Lamellen — Ebner's Primärlamellen — auch mehr breite, aus mehreren Schichten zusammengesetzte (secundäre) Lamellen zu sehen, wobei die nebeneinander liegenden Lamellen mit einander in Verbindung stehen, indem dieselben, wie es leicht zu erkennen ist, nicht nur Bündel sondern auch Fäserchen gegen einander austauschen (Fig. 5).

Dann begegnet man auch solchen Stellen, wo, wie es auch Kölliker und Ebner annahmen, alle Fasern parallel verlaufen oder sich unter sehr spitzen Winkeln kreuzen. In diesem Falle ist der lamellenartige Bau entweder gar nicht wahrnehmbar, oder er prägt sich nur in einem regelmässigen Abwechseln von mehr eng und mehr lose gebundenen Fasern aus. Sehr häufig endlich ist folgende eigenthümliche Verbindungsart der Lamellen anzutreffen: die Faserbündel, aus der Medianlinie der Lamelle ausgehend, liegen bogenförmig nach beiden Seiten hin, wo sie mit eben solchen Bündeln der nachbarlichen Lamellen in Verbindung treten, so dass von der Seite betrachtet die Lamelle einer Feder, einem Tannenzweig, oder einem Dattelbaumblatt ähnelt; im Längsdurchschnitt zeigt sich nun das ganze Havers'sche System als nur aus gestreiften Lamellen bestehend, punktirte Lamellen finden sich nicht vor und sind durch bogenförmige Fasern ersetzt (Fig. 6, 7 und 8). Schon Ranvier hat einen derartigen Lamellenzusammenhang beschrieben (Traité technique p. 314, Fig. 101), da er jedoch von dem faserigen Aufbau der Grundsubstanz nichts wusste, so gab er der von ihm beobachteten Thatsache eine andere Deutung; er behauptet nämlich, dass je zwei homogene Lamellen (gestreifte Lamellen von Kölliker und Ebner) mittelst einer Reihe brückenartig geschlagener Balken in Verbindung mit

einander treten, wobei letztere aus derselben Substanz wie die homogenen Lamellen gebildet sind. Dieser Balkenring stellt sich ihm nun als eine Schicht gestreifter Lamellen vor (?). Kölliker scheint ebenfalls keine richtige Vorstellung über diese bogenförmigen Fasern gehabt zu haben, da er bezüglich der erwähnten Auseinandersetzung Ranvier's folgende Anschauung ausspricht: „die dunklen Balken (pons), die Ranvier's homogene (unsere gestreiften) Lamellen unter einander verbinden sollen, sind nichts als die Theilchen der Knochensubstanz, die zwischen den Knochenkanälchen liegen und die bei gewissen Behandlungsweisen im Quer- und Längsschnitte wie besondere Fasern erscheinen."

Das Verhalten der Knochenkörperchen zu den Bündeln ist am besten an den en face sich darbietenden Lamellen zu verfolgen. Da kann man deutlich sehen, dass die Zellen wie eingenistet in besonderen Hohlräumen liegen, welche in Folge eines Auseinanderweichens der Bündel entstanden sind. Die als Wandungen der Hohlräume dienenden Bündel unterscheiden sich in keiner Weise von den übrigen Bündeln, bisweilen jedoch scheinen sie etwas dichter zu sein, und dann gewährt es den Anblick, als ob das Körperchen noch von einer secundären Kapsel umringt wäre. Die Körperchen liegen in ihren Hohlräumen ganz frei, nur mittelst der eigenen Fortsätze in ihrer Lage befestigt. Es lässt sich dies daraus schliessen, dass mitunter die Hohlräume leer erscheinen, ohne Zellen, welche wahrscheinlich während der Anfertigung des Schliffes herausgefallen sind. Die Körperchen selbst stellen sich als häutige Membranen oder Säckchen dar mit anscheinend sehr dünnen Wänden versehen, da trotz der intensiven schwarzen Färbung sie dennoch etwas durchscheinen. Von diesen Säckchen gehen Kanälchen in Form von Fortsätzen ab, die überall längs der Zwischenräume der Bündel verlaufen und dem entsprechend zahlreiche Windungen bilden.

Was endlich die Frage über das Vorhandensein von Kittsubstanz anbelangt, so möchte ich mich eher der Meinung Ebner's anschliessen. Freilich finden sich zwischen den Fäserchen so minimale Mengen derselben, dass deren Anwesenheit wohl schwer nachzuweisen ist, aber die Zwischenräume zwischen den Bündeln sind stellenweise so erheblich breit, dass an einen völligen Mangel jeder Zwischensubstanz sich schwer glauben lässt.

Hinsichtlich der sogen. Kittlinien, der Sharpey'schen Fasern sowie mancher anderer Einzelheiten bezüglich der Grundsubstanzstructur kann ich vorläufig nichts sagen, da ich meine Arbeit noch nicht für abgeschlossen erachte. Nur möchte ich schliesslich den dieser Abhandlung beigelegten Mikrophotogrammen ein paar kurze Bemerkungen vorausschicken. Zur Aufnahme sämmtlicher Photogramme diente mir die kleine horizontale Zeiss'sche Kammer und ein gutes Zeiss'sches apochromatisches System. Die Beleuchtung wurde mittelst einer gewöhnlichen Petroleumlampe mit flachem Docht erzielt, nur musste selbstverständlich dabei die Belichtungszeit verlängert werden (von 5—10 Minuten). Angesichts der eigenartigen Färbung meiner Päparate benutze ich fast ausschliesslich einfache Platten (von Lumière); isochromatischer bediente ich mich nur da, wo das Präparat sehr dunkel war und die Belichtung daher zu viel Zeit in Anspruch hätte nehmen können. Was die Entwicklung der belichteten Platten, die Wiedergabe in Lichtdruck u. s. w. anlangt, so folgte ich in allem den gewöhnlichen Methoden.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI.

Fig. 1. Flächenschliff aus der Mitte der Radiusdiaphyse eines 25jährigen Mannes. Präparat ungefärbt. An den Rändern der wegen Zerzupfung des Präparates entstandenen Spalte sind isolirte Bündel und Fäserchen zu sehen. Zeiss, Apochromat 8 mm. Compensations-Ocular 18.

Fig. 2. Flächenschliff aus der Mitte der Ulnadiaphyse eines 18jährigen Menschen. Die Knochenlamelle stellt sich en face dar (oben sind auch Lamellen von der Seite zu sehen). Aus den primären Bündeln entstehen secundäre sich kreuzende Bündel. In der Mitte der Abbildung ist ein Zellenraum zu sehen, aus der die Zelle herausgefallen ist. Zeiss, Apochromat 8 mm. Compens.-Ocular 18.

Fig. 3. Flächenschliff aus der Mitte der Ulnadiaphyse eines 18jährigen Menschen. Knochenlamelle en face. Die Faserbündel verlaufen in verschiedenen Richtungen, sich dabei untereinander kreuzend, weshalb jedes Bündel nur auf eine kurze Strecke sichtbar ist. Zeiss, Apochromat 18 mm. Compensations-Ocular 18.

Fig. 4. Flächenschliff aus der Mitte der Ulnadiaphyse eines 18jährigen Menschen, aus den oberflächlichsten Schichten hergestellt. Knochenlamelle en face. Die feinen Bündel bilden ein dichtes Geflecht, von zahlreichen, verschieden grossen Oeffnungen durchsetzt. Zeiss, Apochromat 8 mm. Compens.-Ocular 18.

Fig. 5. Querschliff aus der Mitte der Femurdiaphyse eines 22jährigen Menschen. Ein Theil von einem Havers'schen System im Querdurchschnitte. Die einzelnen Lamellen sind von verschiedener Breite und anastomosiren mit einander. Zeiss, Apochromat 2 mm. Projections-Ocular 4.

Fig. 6. Längsschliff aus der Mitte der Ulnadiaphyse eines 22jährigen Menschen. Es sind zwei Havers'sche Systeme zu sehen, deren eines der Länge nach, das andere etwas schräge durchschnitten ist. Vereinigungsmodus der gestreiften Lamellen mittelst bogenförmiger Fasern. Zeiss, Apochromat 8 mm. Compens.-Ocular 18.

Fig. 7. Dasselbe Präparat bei stärkerer Vergrösserung. Zeiss, Apochromat 2 mm. Projections-Ocular 4.

Fig. 8. Flächenschliff aus der Mitte der Ulnadiaphyse eines 22jährigen Menschen. Ein Havers'sches System in schräger Richtung durchschnitten. Verbindungsart der Lamellen. Zeiss, Apochromat 8 mm. Compens.-Ocular 18.

Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren.

Von

A. S. Dogiel,

Professor der Histologie an der Kaiserl. Universität St. Petersburg.

Hierzu Tafel XII, XIII und XIV.

I. Theil.

Die Einführung der Golgi'schen Methode in die histologische Technik hat uns die Möglichkeit gewährt, den Bau des sympathischen Nervensystems genauer zu studiren, als es nach den früheren Untersuchungsmethoden zu erreichen war. Dank den

Arbeiten von Kölliker[1]), Ramon y Cajal[2]), A. van Gehuchten[3]), Retzius[4]), L. Sala[5]) und Lenhossék[6]) haben wir sowohl die Form der Zellen, aus welchen die verschiedenen sympathischen Ganglien bestehen, wie auch den Charakter ihrer Fortsätze und das Verhalten der vom Cerebrospinalsystem ihren Anfang nehmenden und durch die Rami communicantes mit dem Sympathicus in Verbindung stehenden markhaltigen Nervenfasern zu den Ganglien kennen gelernt. Alle oben genannten Forscher sind darin einig, dass die sympathischen Nervenzellen in den Grenzstrangganglien, im Plexus solaris und, aller Wahrscheinlichkeit nach, auch in allen freiliegenden Ganglien zu den multipolaren Zellen gehören, wobei einige der Zellenfortsätze sich in den Ganglien selbst verzweigen und den Protoplasmafortsätzen der Zellen des Centralnervensystems analog sind, andere aber — die Axencylinderfortsätze — in markhaltige oder marklose — Remak'sche — sympathische Fasern übergehen.

Die Protoplasmafortsätze (Dendriten) einer jeden sympathischen Nervenzelle verzweigen sich im Ganglion, umflechten die benachbarten Zellen und bilden um letztere ein dichtes Geflecht — „nido pericellular" Ramon y Cajal's —, oder aber sie endigen frei zwischen den Zellen.

---

1) Kölliker: Histologische Mittheilungen; Sitzungs-Ber. d. Phys.-Medic. Gesellsch. zu Würzburg, 1889. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. auf der sechsten Versamml. in Wien, 7.—9. Juni 1892. Der feinere Bau und die Functionen des sympath. Nervensystems, Würzburg 1894. Ueber die feinere Anatomie und die physiol. Bedeutung des sympath. Nervensystems, Wiener klin. Wochenschrift, Nr. 40—41, 1894.

2) Ramon y Cajal: Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de los mamiferos, Barcelona 1891. Neue Darstellungen vom histol. Bau des Centralnervensystems, Archiv f. Anatomie u. Physiol., anat. Abth. 1893.

3) A. van Gehuchten: Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mammif. et chez l'homme, La Cellule, T. VIII, 1892. Les éléments nerveux moteurs des racines postérieures. Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1893.

4) G. Retzius: Ueber den Typus der sympath. Ganglienzellen der höheren Wirbelthiere. Biolog. Unters. Neue Folge, III, Stockholm 1892.

5) L. Sala: Sur la fine anat. des ganglions du sympathique. Archiv Italiennes de Biol., LXVIII, Fasc. III, 1893.

6) M. Lenhossék: Beiträge zur Histologie des Nervensystems u. der Sinnesorgane, Wiesbaden 1894.

Einige Forscher, an ihrer Spitze R. y Cajal, halten die Anwesenheit solcher pericellularer Nester für eine gewöhnliche Erscheinung und messen derselben eine besondere physiologische Bedeutung bei, indem sie annehmen, dass die Ganglienzellen mittelst derselben sich mit einander associiren. Andere, wie z. B. A. van Gehuchten und L. Sala, erachten im Gegentheil die pericellularen Nester als eine rein zufällige Erscheinung, welche vielleicht mit der Structur der Ganglien selbst in Verbindung steht und nehmen an, dass die Mehrzahl der Protoplasmafortsätze zwischen den Zellen des Ganglions frei endigt.

Was die Axencylinderfortsätze anbetrifft, so geht nach den Beobachtungen R. y Cajal's, Gehuchten's, Retzius, Sala's und in letzter Zeit Lenhossék's von jeder sympathischen Nervenzelle nur ein solcher Fortsatz aus, wobei derselbe bei dem Durchgange durch das Ganglion grösstentheils keine Collateralen abgiebt und sich, wie oben bereits bemerkt, in eine sympathische Faser verwandelt. Nach den Beobachtungen Kölliker's sind die sympathischen Fasern, welche von den Ganglienzellen ausgehen, meistentheils von einer Markscheide umgeben und werden zu dünnen markhaltigen Fasern. Sie verbleiben entweder in ihrem ganzen Verlaufe bis nahe an ihr letztes Ende markhaltig, oder verlieren früher oder später ihre Markscheide und verwandeln sich in marklose — Remak'sche Fasern.

Das fernere Schicksal aller sympathischen Fasern pflegt ein verschiedenes zu sein: einige von ihnen nehmen ihren Weg unmittelbar zu den unwillkürlichen Muskeln und endigen in ihnen, andere aber begeben sich im Gegentheil zu den näher oder entfernter liegenden Ganglien, verzweigen sich zwischen den Ganglienzellen und endigen auf der Oberfläche der einzelnen Zellen in Form von pericellularen Geflechten. In letzterem Falle werden die motorischen Impulse, wie Kölliker annimmt, von einem Ganglion zum anderen übertragen. Ausserdem theilen sich von einigen Fasern, welche einfach durch die Ganglien durchtreten, Collaterale ab, denen man dieselbe Bedeutung zuschreibt, wie den Endverzweigungen der Fasern selbst.

Auf solche Weise besteht nach den Beobachtungen der obengenannten Forscher zwischen den Elementen des sympathischen und cerebrospinalen Nervensystems eine fast vollständige Analogie. Die sympathischen Zellen stellen, gleich den Zellen des Cerebro-

spinalsystems, mikroskopische, von einander unabhängige Einheiten dar — die „Nervenbäumchen" Kölliker's. Die Fortsätze der Zellen zerfallen zunächst in eine Menge einzelner Aestchen, welche frei endigen und auf einander oder auf die Zellkörper nur durch einfachen Contact wirken."

Was diejenigen markhaltigen Nervenfasern anbetrifft, welche im Cerebrospinalsystem ihren Anfang nehmen und mit dem Sympathicus in Verbindung stehen, so verhalten sie sich nach den Beobachtungen A. van Gehuchten's, L. Sala's, M. Lenhossék's[1]), Langley's[2]) und Kölliker's zu dem sympathischen Nervensystem verschieden und haben eine verschiedene Bedeutung. Die einen Fasern, die motorischen, entspringen aus den vorderen Wurzeln gewisser Rückenmarksnerven und auch aus dem IX., X. u. XI. Paar der Kopfnerven und begeben sich zu den Ganglien; nachdem sie den letzteren eine gewisse Anzahl Collaterale abgegeben haben, endigen sie in ihnen mit pericellularen Geflechten. Nach der Meinung Kölliker's gehören zu ihnen auch die Fasern, welche beim 5tägigen Hühnchen, wie die Beobachtungen M. Lenhossék's gezeigt haben, aus den Zellen der Vorderhörner des Rückenmarks ihren Anfang nehmen, darauf in den hinteren Wurzeln verlaufen und von dort aus die Ganglien des Sympathicus erreichen, wo sie wie Vaso- und Visceroconstrictoren mit pericellularen Geflechten endigen.

Die anderen markhaltigen Fasern, die sensiblen, begeben sich durch die sensiblen Wurzeln des Rückenmarks zum Sympathicus; ein grosser Theil dieser Fasern endigt, ohne mit den Ganglienzellen in Verbindung zu treten, frei in der Milz, im Darm, der Leber u. s. w., u. s. w.

In Anbetracht dessen, dass die soeben in Kürze dargelegten Resultate der Forschungen über das sympathische Nervensystem ausschliesslich mittelst der Golgi'schen Methode erlangt wurden, versuchte ich soviel als möglich die bereits erhaltenen Ergebnisse nach der von mir veränderten Methode Ehrlich's zu controlliren,

1) Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, Berlin 1895.

2) J. N. Langley: Journ. of Physiol., vol. XIV, XV (1893) und XVII (1894).

wobei ich zu meinen Untersuchungen die peripherischen Ganglien und die Ganglien des Brusttheils des Sympathicus auswählte.

Die peripherischen Ganglien.

Aus der Zahl der peripherischen Ganglien werden diejenigen untersucht, welche längs dem Verlaufe der Nervenstämmchen in der Gallenblasenwand des Hundes und der Katze belegen sind, und die Ganglien der Auerbach'schen und Meissner'schen Geflechte beim Meerschweinchen, Kaninchen, bei der Ratte und anderen Thieren.

I. Die Ganglien der Gallenblase.

Das Verfahren, die Nerven und Ganglien der Gallenblase zu färben, war folgendes: aus der Gallenblase eines soeben durch Blutentziehung getödteten Thieres wurde zunächst die Galle ausgepresst, sodann der D. cysticus unterbunden und die Blase entweder vollständig von der Leber getrennt oder mit dem an der Blase haftenden Lebertheil verbunden gelassen. Das auf solche Weise ausgeschnittene Organ wurde dann auf ein grosses flaches Uhrglas gelegt, die Oberfläche der Blase mit einigen Tropfen einer $^{1}/_{10}$—$^{1}/_{16}$ $^{0}/_{0}$ Lösung von Methylenblau befeuchtet und das ganze Präparat mit einem anderen Uhrglas bedeckt im Thermostat einer Temperatur von 37—38 ^{0} C. ausgesetzt, oder es verblieb daselbst bei gewöhnlicher Zimmertemperatur.

Am häufigsten erfolgt eine mehr oder weniger vollständige Färbung der Nervenfasern und Zellen nicht früher als nach einer Stunde, zuweilen aber erst $1^{1}/_{4}$ und sogar $1^{1}/_{2}$ Stunden nach Beginn der Färbung, wobei man im Verlaufe dieser Zeit sorgfältig darauf achten muss, dass die Oberfläche des Organs stets feucht bleibt, zu welchem Zwecke dasselbe jede 5—10 Minuten mit einer neuen Portion Methylenblaulösung betröpfelt wird.

Falls bei der Färbung einer von der Leber vollständig abgelösten Gallenblase die Farbstofflösung, welche bei der Befeuchtung des Organs stets von der Oberfläche desselben herabfliesst, sich in grosser Menge auf dem Uhrglase ansammelt, so muss man sie vom Glase entfernen.

Sobald die Färbung der Nerven erfolgt ist, wird der Rest der Galle aus der Gallenblase vorsichtig herausgedrückt, wonach

letztere in eine gesättigte wässerige Lösung von pikrinsaurem Ammoniak gelegt, der Länge nach ein wenig eingeschnitten und, zum Zweck der Entfernung des Schleims und der Galle von der Schleimhaut der Blase, sorgfältig ausgespült wird. Gleich nach dieser Behandlung wird das Präparat aufs neue in eine reine Lösung pikrinsauren Ammoniaks gelegt und verbleibt in derselben während 18—20 Stunden. Nach Verlauf dieser Zeit wird die ganze Blase in einige Stücke von 1—2 qcm Grösse zerschnitten und von jedem einzelnen Stücke zuvor die Schleimhaut, oder, falls die Wand der Blase dick ist, mit der Schleimhaut auch die Muskelschicht entfernt und das Präparat dann in eine Lösung von Glycerin und pikrinsaurem Ammoniak (zu gleichen Theilen) eingeschlossen. Nach Verlauf von 5—7 Tagen werden die Präparate so durchsichtig, dass man sie zur mikroskopischen Untersuchung benutzen kann.

Hier ist es am Platz zu bemerken, dass bei der Färbung der Gallenblasennerven mit Methylenblau sorgfältig verhütet werden muss, dass etwas Galle zufällig auf die Oberfläche des zu färbenden Präparats falle, weil dadurch, wahrscheinlich in Folge des bedeutenden Gehalts der Galle an Salzen, die Färbung der Nerven verhindert wird.

An genügend durchsichtig gewordenen Präparaten treten die Nerven sehr deutlich hervor, welche in Form ziemlich dicker Stämmchen zugleich mit den Blutgefässen in die Gallenblase eintreten und sich in deren äusseren Bindegewebsschicht in grösserer oder geringerer Entfernung von der Oberfläche der letzteren verbreiten. Allmählich in eine Menge Stämmchen von verschiedener Dicke zerfallend, bilden sie in genannter Schicht ein Geflecht, dessen Maschen eine unregelmässige, vieleckige Form und eine verschiedene Breite haben. Dieses Geflecht kann man als Haupt- oder Grund-Geflecht bezeichnen, da ausschliesslich von ihm die Aestchen und Fasern ausgehen, welche sich zu den Blutgefässen, zur Schicht der glatten Muskelfasern und zur Schleimhaut der Gallenblase begeben.

Alle Nervenstämmchen und Aestchen bestehen vorzugsweise aus Remak'schen Fasern, — die markhaltigen Fasern gesellen sich zu ihnen in verhältnissmässig kleiner Anzahl. Je nach dem Grade und der Intensität der Färbung der Nervenelemente färben sich in jedem Präparate in den dicken Nervenstämmchen fast

alle oder nur wenige von den dieselben bildenden Fasern, während in den feinen Nervenstämmchen gewöhnlich alle in ihnen enthaltenen Fasern, gefärbt werden. Bei gelungener und intensiver Färbung der Fasern treten sie fast in jedem Stämmchen so klar und deutlich hervor, dass man die volle Möglichkeit hat sich nicht allein mit ihrem Charakter, sondern auch mit ihrem Verhalten zu den Gefässen, zu den Gruppen der sympathischen Zellen, die längs dem Verlaufe der Stämmchen belegen sind u. s. w., bekannt zu machen.

Wie bereits oben bemerkt, bilden die Remak'schen marklosen Fasern in jedem Stämmchen die hauptsächliche Masse. Sie haben gewöhnlich eine verschiedene Dicke und sind anscheinend von einer äusserst feinen structurlosen Bindehauthülle umgeben, an deren Oberfläche sich flache Zellen mit ovalen oder runden Kernen anlegen; diese Zellen befinden sich bald in geringer, bald in ziemlich grosser Entfernung von einander. Die Hülle, welche die Faser umgiebt, muss, falls sie wirklich existirt, nicht nur äusserst fein sein, sondern zugleich auch der Faser sehr dicht anliegen, da wir von ihrem Vorhandensein nur nach den Zellen urtheilen können, die längs dem Verlauf der Fasern belegen sind.

Meistentheils scheinen die Remak'schen Fasern an den Präparaten, die mit Methylenblau gefärbt sind, ganz glatt zu sein, auch sind sie verhältnissmässig sehr selten mit variösen Verdickungen besetzt, wodurch sie sich, meinen Beobachtungen zufolge, von den neben ihnen in den Stämmchen verlaufenden markhaltigen Fasern, die ihre Markscheide verloren haben, so wie auch von den, aus der Theilung der letzteren entstandenen, gleichfalls marklosen Aestchen unterscheiden. An den Verzweigungsstellen der Nervenstämmchen verflechten sich die Remak'schen Fasern auf verschiedene Weise mit einander.

Die einen dieser Fasern entspringen aus den Zellen der sympathischen Ganglien, die in der Wand der Gallenblase belegen sind, die anderen nehmen aller Wahrscheinlicheit nach ihren Anfang aus den Ganglienzellen des Plexus solaris.

Was die markhaltigen Fasern anbetrifft, die sich zugleich mit den Remak'schen Fasern in den Stämmchen befinden, so ist ihre Anzahl, je nach der Dicke des Stämmchens selbst, verschieden; man kann sie selbst bei schwachen Objectiven sowohl wegen ihrer Dicke, als auch wegen der sehr intensiven Färbung

bei den Ranvier'schen Einschnürungen von den Remak'schen Fasern leicht unterscheiden. In einem dicken Stämmchen kann man 5—10 und mehr Fasern zählen, von denen einige einen beträchtlichen Umfang haben, andere dagegen fein sind.

Gewöhnlich werden die genannten Fasern bei einer der Ranvier'schen Einschnürungen einer Theilung unterworfen, welche während des Verlaufs der Faser im Stämmchen selbst, oder auch an den Kreuzungsstellen der Stämmchen erfolgt, wo die Nervenfasern sich in mannigfaltiger Weise mit einander verflechten. Sehr häufig hat das eine oder das andere der aus der Theilung einer Faser entstandenen Aestchen keine Markscheide und erscheint in seinem ganzen Verlauf als ein mehr oder weniger feiner, nicht selten varicöser Faden. Wenn man ausserdem den Verlauf der markhaltigen Fasern selbst und den der unterwegs durch ihre Theilung entstandenen markhaltigen Aestchen verfolgt, so kann man bemerken, dass einige von ihnen allmählich feiner werden, alsdann ihre Markscheide verlieren und schliesslich nur als Axencylinder mit eng anschliessender Schwann'scher Scheide erscheinen; letztere ist erkennbar an den ovalen Kernen der zu ihr gehörigen Zellen, welche sehr häufig in recht naher Entfernung von einander belegen sind. In solcher Gestalt ähnelt die markhaltige Nervenfaser fast vollkommen einer Remak'schen, von welcher man sie nur unterscheiden kann, wenn es gelingt, sie bis dicht zu der Stelle zu verfolgen, wo sie die Marksubstanz erhält und wo an den Stellen der Einschnürungen die Ranvier'schen Kreuze deutlich hervortreten.

Nachdem die Nervenfasern ihre Markscheide verloren haben, werden sie in ihrem ferneren Verlauf noch feiner, die ihnen eng anliegenden Zellenkerne der Schwann'schen Scheide verschwinden, woraus man schliessen kann, dass sie auch diese Hülle verloren haben, und als mehr oder weniger feine, zuweilen varicöse Fasern und Fäden begeben sie sich zu der nächsten Gruppe von Ganglienzellen, wo sie endigen. Meinen Beobachtungen zufolge muss man die varicösen Fäden, welche sich stets neben den Remak'schen Fasern in den Nervenstämmchen befinden, wie auch viele Fasern, die dem Anscheine nach den Remak'schen Fasern ähnlich sind, erstens zu den oben erwähnten marklosen Aestchen rechnen, welche sich in den Stämmchen selbst von den markhaltigen Fasern absondern, und zweitens zu den markhaltigen

Fasern und deren Aestchen, die nur ihre Markscheide in den Stämmchen verloren haben.

Das Factum, dass in den dicken Stämmchen, welche in die Gallenblase eintreten, anfangs verhältnissmässig, je nach der Dicke des Stämmchens, ziemlich viele markhaltige Fasern enthalten sind, und dann nach Massgabe der Theilung dieses oder jenes Stämmchens ihre Anzahl, ungeachtet der wiederholten Theilung der Fasern, allmählich sich verringert, bis sie schliesslich in vielen mit den Ganglien verbundenen Stämmchen offenbar vollständig verschwinden, findet seine Erklärung in der soeben angeführten Veränderung im Bau der Fasern selbst. Auf die Richtigkeit dieser Sachlage weist auch der bereits oben erwähnte Umstand hin, dass wir in einigen Stämmchen Schritt für Schritt die Verwandlung dieser oder jener markhaltigen Faser in eine mehr oder weniger feine marklose Faser oder einen Faden verfolgen können. Wenn daher irgend ein Stämmchen auch keine markhaltigen Fasern enthält, so ist das noch kein Beweis eines Nichtvorhandenseins solcher Fasern in ihm, weil einige derselben, die neben den Remak'schen Fasern verlaufen, unzweifelhaft zu denjenigen markhaltigen Fasern gehören, welche sich in oben angegebener Weise verändert haben. In den Nervenstämmchen existiren ausser den soeben bezeichneten auch markhaltige Fasern solcher Art, welche, nachdem sie eine gewisse Strecke weit in dem gegebenen Stämmchen verlaufen sind, aus demselben heraustreten und als einzelne, häufig sich wiederholt theilende Fasern oder auch in Begleitung einiger Remak'schen Fasern sich zu den Blutgefässen, Arterien und Venen, begeben. Unterwegs verlieren sie gewöhnlich in der Nähe eines Gefässes zuerst ihre Markscheide, dann auch das Neurillemm und verwandeln sich in feine, häufig varicöse Fäden. Die letzteren treten zur Gefässwand heran, wo sie in einige äusserst feine Fädchen zerfallen.

Schliesslich existiren in den Nervenstämmchen noch markhaltige Fasern, welche, ohne ihre charakteristische Beschaffenheit zu verlieren, d. h. markhaltige Fasern verbleibend, zusammen mit den erwähnten Stämmchen diese oder jene Gruppe der sympathischen Zellen erreichen. Hier endigen sie nicht, sondern durchschreiten die Zellengruppe nur, wobei sie nicht selten schlangenähnliche Windungen machen, indem sie zwischen den einzel-

nen Zellen der Gruppe verlaufen. In einigen Fällen gehen diese Fasern nicht durch die Ganglien hindurch, sondern berühren nur die Oberfläche derselben. Welches das fernere Schicksal der soeben beschriebenen Fasern ist, — ob sie, nachdem sie zuvor ihre Markscheide verloren haben, in anderen Ganglien endigen, oder aus den Stämmchen heraustreten und sich dann zu den Gefässen wenden, und ferner, ob sie bei dem Durchgange durch die Ganglien Collaterale abgeben oder nicht, — das ist mir festzustellen noch nicht gelungen.

Indem ich die Nerven mit Methylenblau färbte, konnte ich mich, wie gesagt, davon überzeugen, dass in den sympathischen Nervenstämmchen wenigstens dreierlei Arten markhaltiger Nervenfasern vorhanden sind: die einen begeben sich zu den sympathischen Ganglien und endigen in ihnen, die zweiten gehen unmittelbar zu den Blutgefässen, die dritten endlich durchschreiten nur die sympathischen Ganglien als markhaltige Fasern. Diese Untersuchungen bestätigen zum Theil die Beobachtungen, welche von den oben genannten Autoren mit Hülfe der Nervenfärbung mittelst salpetersauren Silbers gemacht worden sind.

Die sympathischen Zellen lagern sich in Ganglien bildenden Gruppen oder als einzelne Zellen längs dem Verlaufe der Nervenstämmchen. Die sympathischen Ganglien haben eine verschiedene Grösse, je nach der Anzahl der zu ihrem Bestand gehörigen Zellen, und eine verschiedene, meistens runde, ovale und eiförmige Gestalt, wobei ein oder mehrere Nervenstämmchen mit jedem Ganglion in Verbindung stehen. Oft hängt irgend ein Ganglion an einem Nervenstämmchen wie die Beere am Stiel. Zu dem Bestande der kleinen Ganglien gehören 2—4 und mehr Zellen, die grossen Ganglien werden aus einigen zehn Zellen gebildet. Gewöhnlich trifft man in dem verengerten Theil und im Halse der Gallenblase Ganglien und einzelne Zellen in grösserer Zahl an, als in dem Theil der Blasenwand, welcher den Fundus der Blase bildet.

Bei Durchmusterung aller Präparate, die aus einer Gallenblase bei möglichst vollständiger Nervenfärbung hergestellt sind, kann man bemerken, dass, soviel Ganglien in dem betreffenden Präparate auch existiren mögen, die sympathischen Nervenzellen in jedem Ganglion in verschiedener Anzahl und in verschiedenem Grade gefärbt erscheinen: in dem einen Ganglion färben sich

fast alle Zellen mit ihren Fortsätzen, in einem anderen nur einige der Zellen, oder sogar nur eine einzige Zelle mit allen ihren Fortsätzen (Fig. 1, 2, 3 u. s. w.). Oft bleiben alle Zellen, welche das Ganglion bilden, ungefärbt, aber dafür färben sich die Nervenfasern, die durch das Ganglion hindurchgehen, sowie diejenigen, welche in demselben endigen (Fig. 11 B); in einigen Fällen erscheinen nur die Fortsätze der Zellen und mit ihnen auch der peripherische Theil des Zellkörpers gefärbt u. s. w. (Fig. 1, 2, . . . 14). Der Grad der Färbung pflegt ebenfalls kein gleichmässiger zu sein, sogar bei den Zellen eines und desselben Ganglions: bald färben sie sich fast alle mehr oder weniger intensiv, bald nur einige von ihnen, und zuweilen, endlich, erscheinen nur der Zellkörper oder die Fortsätze intensiv gefärbt. Dank der soeben angeführten Eigenheit des Methylenblaus, bald diese, bald jene Elemente, die zu dem Bestande der Ganglien gehören, zu färben, erlangen wir die Möglichkeit, bis zu einem gewissen Grade einerseits uns mit dem Charakter und Verhalten der Fortsätze der sympathischen Zellen bekannt zu machen, andererseits das Verhalten der in die Ganglien eintretenden und in ihnen endigenden Nervenfasern zu diesen Zellen zu erklären.

Die Form der sympathischen Zellen, welche irgend ein Ganglion bilden, pflegt eine verschiedene zu sein und hängt zum Theil von der Lage ab, welche die Zelle im Ganglion selbst einnimmt: am häufigsten trifft man multipolare Zellen an (Fig. 1, 2, . . . 10), aber neben ihnen auch bi- und unipolare (Fig. 13). Gewöhnlich scheinen die Zellen, welche im Centrum des Ganglions liegen, in den meisten Fällen multipolar zu sein, während die an der Peripherie und den Polen des Ganglions gelegenen häufig eine bipolare und unipolare Form annehmen. Die Grösse der Zellen eines und desselben Ganglions kann ebenfalls, gleich der Form, eine verschiedene sein und unter Zellen von 0,0645 mm und mehr Durchmesser findet man beständig auch kleine Zellen, deren Durchmesser 0,0215 mm nicht übersteigt.

Structur der Zellen. Wenn man die sympathischen Zellen nach der von mir veränderten Methode mit Methylenblau färbt, so hat man oft die Möglichkeit, die Structur der Zellen ebenso gut zu studiren, als wenn sie nach der von Nissl[1]) bei der Unter-

1) Fr. Nissl: Mittheilungen zur Anatomie der Nervenzelle, Allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 50, 1894; Ueber eine neue Unter

suchung der Zellen des Centralnervensystems angewandten Methode behandelt worden wären. Gewöhnlich wirkt das Methylenblau nicht gleichzeitig auf alle Zellen, die zum Bestand der Gallenblase-Ganglien gehören: in jedem Ganglion färben sich, wie zum Theil bereits oben erwähnt wurde, anfangs nur wenige Zellen, und dann erst beginnen sich allmählich stets mehr und mehr Zellen zu färben; in Folge dessen trifft man an einem und demselben Präparate oder sogar in einem und demselben Ganglion Zellen in verschiedenen Stadien der Färbung an.

Nach Verlauf von einer oder anderthalb Stunden vom Anfang der Färbung an gerechnet, d. h. zu dem Zeitpunkt, wenn das Präparat bereits mit der pikrinsauren Ammoniaklösung fixirt werden soll, verbleiben in jedem Ganglion einige Zellen noch gänzlich ungefärbt, während andere das Maximum der Färbung bereits erreicht haben.

Wenn man die Färbung der Zellen beobachtet, so kann man leicht bemerken, dass zu allererst die kleinen Körnchen im Zellkörper sich zu färben beginnen, wobei im Anfang der Einwirkung des Färbemittels die Anzahl solcher gefärbten Körnchen eine sehr unbedeutende zu sein pflegt. Aber allmählich, nach Massgabe der weiteren Einwirkung des Methylenblaus, nimmt die Zahl der sich färbenden Körnchen mehr und mehr zu und nach Verlauf einer gewissen Zeit der Tinction scheint das ganze Protoplasma der Zelle fast durchweg aus einer Masse solcher gefärbten Körnchen zu bestehen; ungefärbt oder schwach gefärbt verbleiben nur geringe Zwischenräume zwischen den Körnchen, welche von der Grundsubstanz eingenommen werden (Fig. 1, 2, . . . 7 und 10, 11, 13).

Die mit Methylenblau gefärbten Körnchen sind von unbedeutender Grösse und haben meistentheils eine runde Form, wobei einige von ihnen sich oft intensiv färben, andere aber schwächer. Während alle Körnchen im Zellkörper gefärbt erscheinen,

---

suchungsmethode der Centralorgane etc., Centralbl. f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie, Bd. 16, 1894; Ueber Rosin's neue Färbemethode des gesammten Nervensystems etc., Neurologisches Centralblatt, Nr. 3 u. 4, 1894; Ueber die sogenannten Granula der Nervenzellen, Neurologisch. Centralblatt, Nr. 19, 1894; Ueber die Nomenklatur in der Nervenzellenanatomie und ihre nächsten Ziele. Neurologisches Centralblatt, Nr. 3, 1895.

bleibt der Kern oft ungefärbt, oder er färbt sich mit Ausnahme seines peripherischen Gürtels schwächer und es treten in ihm nur ein oder zwei gefärbte Kernkörperchen deutlich hervor.

In einer weiteren Periode der Einwirkung des Färbemittels erscheinen die Körnchen, welche anfangs in der ganzen Grundsubstanz des Zellkörpers gleichmässig vertheilt sind, grösser und sammeln sich in einzelne Gruppen, Schollen; in Folge dessen erhält die Zelle ein fleckiges Aussehen (Fig. 14), oder wie Lenhossék[1]) in Bezug auf die nach Nissl'scher Methode gefärbten motorischen Zellen sehr treffend bemerkt, ein tigerfellähnliches Aussehen. Die bezeichneten Schollen haben eine runde, ovale, oder unregelmässig eckige Form und eine verschiedene Grösse, wobei man im Centraltheil des Zellkörpers mehr Schollen antrifft, als in dem peripherischen Theil, weshalb der letztere heller erscheint als der erstere. Oft ragen einige Schollen, welche an der äussersten Peripherie des Zellkörpers liegen, über dessen Oberfläche ein wenig hervor und geben der Zelle auf solche Weise ein mehr oder weniger knolliges Aussehen (Fig. 14). Die chromophilen Schollen kommen nicht nur im Zellkörper vor, sondern man kann ihre Anwesenheit leicht auch sowohl in den dicken Protoplasmafortsätzen, als in der konusartigen Verdickung wahrnehmen, mit welcher der Axencylinderfortsatz anfängt (Fig. 14).

Gewöhnlich färben sich die Schollen intensiv violett, resp. blau, und die zwischen ihnen liegende Grundsubstanz bleibt ungefärbt, oder nimmt eine schwach violette Färbung an. Die Kerne in solchen Zellen, welche ein fleckiges Aussehen angenommen haben, erscheinen gleich den Schollen selbst intensiv violett gefärbt und oft kann man in ihnen, wenn auch nicht ganz deutlich, stark gefärbte kleine Klümpchen, aller Wahrscheinlichkeit nach Nucleïne, und zuweilen sogar die Anwesenheit von kleinen Kernkörperchen beobachten; nur die schmale peripherische Zone des Kerns bleibt ungefärbt, in Folge wessen derselbe scharf vom Zellkörper abgegrenzt erscheint. Wenn man die sympathischen Zellen im bezeichneten Stadium der Färbung mittelst starker Immersionen durchmustert, so kann man wahrnehmen, dass die Schollen aus einigen Gruppen an einer Stelle angehäufter, stark gefärbter und mehr oder weniger grosser Körnchen bestehen;

1) L. c.

was aber die Grundsubstanz anbetrifft, so kann man in derselben die Anwesenheit sehr feiner Fädchen beobachten, welche etwas intensiver, als die Grundsubstanz selbst, gefärbt erscheinen und, dem Anscheine nach, in derselben ein dichtes Netz bilden. Ob zum Bestande der Zelle ausserdem noch sich intensiv mit Methylenblau färbende Fäden gehören, wie dieses bei den Nervenzellen der Retina stattfindet, das konnte ich bisher noch nicht constatiren.

Am Schluss der Färbung des Präparats (nach einer oder anderthalb Stunden vom Anfang der Färbung an gerechnet) nehmen einige Zellen, deren Färbung früher begonnen hatte, als die der übrigen, eine solche Menge Methylenblau in sich auf, dass auch die Grundsubstanz mehr oder weniger intensiv gefärbt erscheint, in Folge dessen der Umriss der chromophilen Schollen undeutlich wird und schliesslich die ganze Zelle mit allen ihren Fortsätzen eine gleichmässige dunkel-violette Färbung erhält; nur die Kerne der Zellen treten zuweilen als ein wenig intensiver gefärbte Flecken hervor.

Auf solche Weise sind wir im Stande, ohne die Zellen einer vorhergehenden complicirten Behandlung mit verschiedenen Reagentien zu unterwerfen, gewisse Bestandtheile derselben mittelst des Methylenblaus ebenso gut und deutlich zu färben, als es nach des Methode Nissl's geschieht.

Was die Fortsätze der Zellen anbetrifft, welche die Ganglien bilden, so kann man in jeder Zelle ohne alle Mühe eine zweifache Art Fortsätze unterscheiden — erstens solche, welche sich in dem gegebenen Ganglion verzweigen und den Protoplasmafortsätzen, Dendriten, der Zellen des Centralnervensystems vollkommen analog sind, und zweitens einen Axencylinder- oder Nerven-Fortsatz.

Die Protoplasmafortsätze — Dendriten — (Fig. 1, 2, 3, ... 11, 13 und 14b) entspringen, je nach der Lage der betreffenden Zelle in dem Ganglion, aus verschiedenen Stellen des Zellkörpers, wenn die Zelle im Centraltheil des Ganglions gelegen ist, oder nur aus derjenigen Seite der Zelle, welche dem Ganglion zugewendet ist, falls die Zelle sich an der Peripherie des Ganglions befindet, oder aber, endlich, aus einem oder beiden Polen der Zelle, was am häufigsten vorkommt in den Fällen, wenn die Zelle an einem Pole des Ganglions liegt.

Die Anzahl der Fortsätze schwankt zwischen 1—2 und 3—8—12 und mehr. Die Länge derselben hängt von der Grösse und zum Theil der Form des Ganglions so wie von der Lage der Zelle im Ganglion selbst ab: in Zellen, welche den Centraltheil des Ganglions einnehmen, sind die Fortsätze in der Mehrzahl bedeutend länger, als in Zellen, die an der Peripherie des Ganglions gelegen sind, und desgleichen ist ihre Länge in grossen Ganglien, die aus einigen zehn Zellen bestehen, grösser, als in Ganglien, welche nur aus wenigen Zellen zusammengesetzt sind. Ausserdem sind, nach meinen Beobachtungen, in den wurstförmigen Ganglien, die sehr in die Länge gezogen sind, im Allgemeinen viele Protoplasmafortsätze vorhanden, welche, ohne Rücksicht auf die Lage der Zellen, im Vergleich zu den Fortsätzen derjenigen Zellen, die in Ganglien von runder, ovaler oder eiförmiger Gestalt belegen sind, eine beträchtliche Länge besitzen.

Die Dicke der Fortsätze, welche von einer und derselben Zelle ausgehen, pflegt eine verschiedene zu sein: einige Fortsätze sind ziemlich dick, andere dagegen fein und fadenförmig.

Was die Structur der Protoplasmafortsätze anbetrifft, so erscheinen sie nach der Tingirung mit Methylenblau meistentheils gleichmässig mehr oder weniger intensiv violett gefärbt. In gewissen Fällen kann man beobachten, dass die dicken Fortsätze gleich dem Zellkörper aus der schwach gefärbten Grundsubstanz und den chromophilen Schollen bestehen. Die letzteren findet man in den Fortsätzen in einer beschränkteren Anzahl vor, als in der peripherischen Schicht der Zelle; sie haben eine unbedeutende Grösse und sind gewöhnlich nicht nur in den Theilungswinkeln der Fortsätze zerstreut, sondern man begegnet ihnen auch im übrigen Theil jedes Fortsatzes. Zuweilen konnte ich in der Grundsubstanz der Protoplasmafortsätze ausser den chromophilen Schollen noch die Anwesenheit feiner und ziemlich stark gefärbter Fädchen wahrnehmen, aber gleichwohl erscheinen sie nicht so scharf contourirt, wie z. B. die Fäden in den Protoplasmafortsätzen vieler Nervenzellen der Netzhaut.

Da die peripherische Schicht des Zellkörpers weniger chromophile Schollen enthält, als der Centraltheil desselben, und daher heller erscheint, und ferner an der Bildung aller Fortsätze der Zelle, und unter ihnen auch des Axencylinderfortsatzes, vorzugs-

weise Antheil nimmt, so scheint es aus diesem Grunde oft, als ob die helle Basis der Fortsätze mehr oder weniger tief in den intensiver gefärbten Theils des Zellkörpers hineinragt. Ein solches Verhalten der Fortsätze zum Zellkörper wird noch mehr begreiflich, wenn man berücksichtigt, dass die peripherische Schicht des Zellkörpers keine gleichmässige Dicke hat und an einigen Stellen enger, an anderen aber breiter zu sein pflegt.

Schaffer[1]), Nissl[2]) und Lenhossék[3]), welche die Zellen des Centralnervensystems und die Spinalganglienzellen untersucht haben, weisen darauf hin, dass das soeben beschriebene Verhalten der Fortsätze zu dem Zellkörper nur dem Axencylinderfortsatz eigen ist, während dasselbe nach meinen Beobachtungen in grösserem oder geringerem Grade überhaupt allen Fortsätzen jeder Zelle zukommt; übrigens werde ich bald Gelegenheit haben, hierüber ausführlicher zu sprechen.

Meistentheils theilt sich jeder Protoplasmafortsatz bereits in kurzer Entfernung vom Zellkörper unter mehr oder weniger spitzem Winkel in 2—3 Aestchen, welche bald aufs neue in einige noch feinere Aestchen zerfallen (Fig. 1, 2, 3 u. s. w.). Die letzteren theilen sich ihrerseits oft mehrmals und erhalten schliesslich das Aussehen von äusserst feinen Fäden, die zuweilen mit varicösen Verdickungen von verschiedener Grösse besetzt sind. Alle Fortsätze mit aus ihrer primären, secundären etc. Theilung entstandenen Aestchen geben in ihrem ganzen Verlauf unter verschiedenen Winkeln eine gewisse Anzahl wiederholt sich theilender Seitenästchen und Fäden ab, welche eine verschiedene Dicke haben und zuweilen varicös zu sein scheinen (Fig. 1, 2 u. s. w.). Bei möglichst vollständiger Färbung der Fortsätze kann man in vielen Zellen bemerken, dass von jedem Fortsatz, angefangen fast von seiner Ursprungsstelle, und bis dicht zu seinen letzten Verzweigungen, sich allmählich eine Menge der obenbezeichneten Seitenästchen und Fäden abtheilt, wodurch dieselben in dem Falle, wenn einige von ihnen sich nur in einer gewissen Ausdehnung färben, die Fortsätze und ihre Aestchen

1) K. Schaffer: Kurze Anmerkung über morpholog. Differenz des Axencylinders im Verhältniss zu den protoplasm. Fortsätzen bei Nissl's Färbung, Neurologisches Centralblatt Nr. 24, 1893.

2) L. c.

3) L. c.

gleichsam mit Dornen oder Nadeln besetzt erscheinen. Oft findet man an den Stellen der Theilung der Fortsätze und der Entsendung von Seitenästchen und zuweilen sogar im Verlaufe dieses oder jenes Fortsatzes oder Aestchens Erweiterungen von unregelmässiger Form, welche diesen Fortsätzen, wie es aus Fig. 1, 2, 4, 7 u. a. ersichtlich ist, ein besonderes charakteristisches Aussehen verleihen. Die genannten Erweiterungen, wie auch einige Fortsätze, scheinen, so viel ich aus meinen Präparaten schliessen kann, mehr oder weniger abgeplattet zu sein, was auch unter anderem als Kennzeichen dienen kann, um die Protoplasmafortsätze der sympathischen Zellen von ähnlichen Fortsätzen der Zellen des Centralnervensystems zu unterscheiden.

Zu den unterscheidenden Merkmalen muss man auch den Umstand zählen, dass die bezeichneten Fortsätze der sympathischen Zellen meistens entweder fast gar keine varicösen Verdickungen haben, — ihre Stelle nehmen gleichsam die obenerwähnten Erweiterungen ein —, oder aber, falls sie auch varicös erscheinen, so haben die varicösen Verdickungen nicht diejenige regelmässige Form, welche gewöhnlich an Protoplasmafortsätzen der Zellen des Centralnervensystems beobachtet wird. Ausserdem stellen sich auch die allerfeinsten der aus der Theilung der Protoplasmafortsätze der sympathischen Zellen entstandenen Fäden nicht als solche, man kann sagen, undeutlich feine Fädchen dar, wie sie bei der Theilung der entsprechenden Fortsätze vieler Nervenzellen des Cerebrospinalsystems oft erhalten und beobachtet werden.

Oft trifft man Zellen von ovaler oder spindelförmiger Gestalt an, wobei von jedem Pol der Zelle 2—3 und mehr Fortsätze ausgehen, oder nur ein dicker und ziemlich kurzer Fortsatz, der darauf in einige, 3—4, sich theilende Aestchen zerfällt. Zellen solcher Art trifft man, nach meinen Beobachtungen, am häufigsten als Einzelzellen längs dem Verlaufe der Nervenstämmchen vertheilt an, oder in Ganglien, welche eine wurstähnliche Form haben. Zuweilen hat diese oder jene Zelle nur einen dicken und mehr oder weniger kurzen Protoplasmafortsatz, von welchem sich eine gewisse Anzahl (3—5) sich theilender Aestchen verschiedener Dicke absondern; zu solchen Zellen gehören diejenigen, welche an den Polen oder an der Peripherie der Ganglien belegen sind.

Die Frage über das Verhalten der Protoplasmafortsätze irgend einer sympathischen Zelle zu denselben Fortsätzen der Nachbarzellen wird, wie es mir scheint, an mit Methylenblau gefärbten Präparaten bis zu einem gewissen Grade viel besser aufgehellt, als an Präparaten, die nach Golgi'scher Methode behandelt sind, da man in ersterem Falle, ohne Schnitte machen zu müssen, die Möglichkeit hat, die in ihnen eingelagerten Zellen zu beobachten und bei einiger Veränderung der Focaldistanz den Verlauf und das Verhalten der Protoplasmafortsätze zu einander, wie auch zu den Zellen selbst zu verfolgen.

In den grossen Ganglien begeben sich die Protoplasmafortsätze jeder Zelle, welche den Centraltheil des Ganglions einnimmt, nach verschiedenen Richtungen oder nach einer Seite des gegebenen Ganglions und dann erreichen sie, sich zwischen den benachbarten Zellen durchdrängend und sich nach und nach theilend, meistentheils die Peripherie des Ganglions; hier treffen sie in Form mehr oder weniger feiner, glatter oder varicöser Fäden, die eine Menge Seitenästchen abgeben, mit den Aestchen und Fäden ähnlicher Fortsätze anderer Zellen zusammen und bilden mit ihnen an der ganzen Peripherie des Ganglions ein dichtes Geflecht (Fig. 1, 4 und 5). So viel ich mich an meinen Präparaten überzeugen konnte, befindet sich dieses Geflecht unter der Hülle des Ganglions, wobei die Maschen des Endgeflechts sich der Oberfläche derjenigen sympathischen Zellen anlegen, welche an der Peripherie des gegebenen Ganglions belegen sind. Viele Protoplasmafortsätze der soeben erwähnten Zellen dringen nicht — zum Unterschiede von ähnlichen Fortsätzen der Zellen, die im Centraltheil des Ganglions belegen sind, — dank der Lage der Zelle selbst, zwischen die Körper der benachbarten Zellen, sondern verbreiten und verzweigen sich nur auf der Oberfläche des Ganglions, wo sie an der Bildung des oben beschriebenen Geflechts Antheil nehmen.

In einigen Fällen trifft man unter den Zellen, die den peripherischen Theil des Ganglions bilden, solche von birnförmiger oder keulenförmiger Gestalt an. Der Körper dieser Zellen ragt mehr oder weniger über die Oberfläche des Ganglions hervor, während der verengerte Theil der Oberfläche des Ganglions zugewendet ist, und von letzterem gehen gewöhnlich Protoplasmafortsätze aus, welche sich dann in gleichem Niveau mit

den Fortsätzen anderer Zellen verzweigen. Die Oberfläche der soeben genannten Zellkörper befindet sich natürlich ausserhalb des von den Fortsätzen der übrigen Zellen des Ganglions gebildeten Geflechts und nur der verengerte Theil solcher Zellen wird von einigen Aestchen des Geflechts umfasst. In Anbetracht dessen, dass an der Bildung des beschriebenen Geflechts augenscheinlich die Endverzweigungen der Protoplasmafortsätze aller Zellen eines Ganglions Antheil nehmen — kann man dasselbe „das allgemeine peripherische Geflecht“ nennen.

Die Protoplasmafortsätze der mehr im Centraltheil des Ganglions belegenen Zellen theilen sich allmählich bei ihrer Annäherung zur Peripherie des Ganglions, wie schon theilweise bereits oben erwähnt wurde, und werden bedeutend feiner, so dass sie bei Erreichung der peripherischen Reihe der Zellen, deren Oberfläche der Ganglienhülle zugewendet ist, als mehr oder weniger dünne Fäden erscheinen. Die letzteren krümmen sich, sich zwischen den genannten Zellen hindurchwindend, in verschiedener Weise, machen oft um diese oder jene Zelle einige Windungen und bilden schliesslich, wie oben gesagt, zusammen mit ähnlichen Fortsätzen anderer Zellen auf der freien Zellenoberfläche ein Geflecht (Fig. 1 und 5). In Folge des Strebens der Fortsätze der bezeichneten Zellen zur Peripherie des Ganglions und ihrer allmählichen Theilung, sowie auch dank dem Umstande, dass die freie Oberfläche der Ganglienzellen der peripherischen Reihe etwas gewölbt ist und über die Ganglienoberfläche hervorragt, müssen die Endverzweigungen der Protoplasmafortsätze natürlich einige Zellen umflechten und um dieselben, wie aus Fig. 1 und 5 ersichtlich, pericellulare Geflechte oder die pericellularen Nester („nidos pericelulares“) Ramon y Cajal's bilden. An der Bildung jedes einzelnen pericellularen Geflechts nehmen gewöhnlich die Fortsätze einer oder mehrerer Zellen Antheil.

Aus der gegebenen Beschreibung und den Zeichnungen (Fig. 1 und 5) ist ersichtlich: erstens, dass das Vorhandensein von pericellularen Geflechten von besonderen, rein örtlichen Bedingungen, denen die Zellenfortsätze unterworfen sind, abhängt, und zweitens, dass die genannten Geflechte in den grossen Ganglien vorzugsweise um Zellen beobachtet werden, welche an der Peri-

pherie des Ganglions liegen und zudem nur dann scharf hervortreten, wenn einige der aus der Theilung der Protoplasmafortsätze entstandenen Aestchen nach Erreichung derjenigen Seite irgend einer peripherischen Zelle, welche dem Centrum des gegebenen Ganglions zugewandt ist, rein zufällig an dieser Seite in eine bedeutende Anzahl Fäden zerfallen. Indem die genannten Fäden der Peripherie des Ganglions zustreben, müssen sie zuvor an den Seitenflächen der Zelle vorbeigehen, wobei sie sich während ihres Verlaufes um die Zelle winden, aufs neue theilen und schliesslich die Peripherie des Ganglions erreichen, wo sie an der Bildung des allgemeinen Geflechts Antheil nehmen und zugleich auch die gegebene Zelle umflechten.

Alle Protoplasmafortsätze der Ganglienzellen und ihre Verzweigungen, ob diese nun, sich in mannigfaltiger Weise durchkreuzend, zwischen den Zellen des Ganglions hindurchgehen oder ob sie einige dieser Zellen umflechten, — liegen nicht unmittelbar den Zellen an, sondern sind von jeder Zelle durch deren Hülle getrennt.

Auf Grund der oben dargelegten Facta können die pericellularen Nester Ramon y Cajal's, da sie rein zufällige Gebilde vorstellen, nicht diejenige physiologische Bedeutung haben, welche Ramon y Cajal ihnen zuschreiben will. Nicht einzelne Zellen associiren sich mit vielen anderen mittelst der pericellularen Nester, wie dieses Ramon y Cajal meint, sondern, soviel meine Beobachtungen gezeigt haben, associiren sich alle Zellen des gegebenen Ganglions mit einander durch ein Geflecht, welches durch alle ihre sich im Ganglion verzweigenden Protoplasmafortsätze gebildet wird.

Was das Verhalten der Protoplasmafortsätze in den kleinen, aus wenigen Zellen bestehenden Ganglien anbetrifft, so ist es im allgemeinen gleich demjenigen in den grossen Ganglien, d. h. die Endverzweigungen der Protoplasmafortsätze aller Zellen des Ganglions bilden an seiner Peripherie ein Geflecht (Fig. 4 u. 8). In sehr kleinen Ganglien, in denen sich nicht mehr als 2—3—5 Zellen befinden, haben die Protoplasmafortsätze meistentheils eine unbedeutende Länge und, indem sie theilweise zwischen den Zellen hindurchgehen, theilweise direct zur Peripherie des Ganglions behufs Bildung des Geflechts verlaufen, umflechten

sie, dank der Lage der Zellen, fast alle Zellen des Ganglions in der von mir angegebenen Weise. In Ganglien, welche eine in die Länge ausgezogene ovale oder wurstartige Form haben, geben die an den Polen des Ganglions belegenen Zellen von der dem Ganglion zugewandten Seite aus Protoplasmafortsätze ab, oder es geht von diesen Zellen nur ein mehr oder weniger dicker Fortsatz aus, welcher bald in ein ganzes Bündel von Aestchen zerfällt, wobei die Fortsätze in beiden Fällen einander entgegen gehen und oft, sich an der Peripherie des Ganglions verzweigend, die Pole desselben von allen Seiten umfassen (Fig. 4 D).

Nachdem ich mich mit der Anordnung und dem Verhalten der Protoplasmafortsätze in den Ganglien bekannt gemacht hatte, suchte ich mir Aufschluss über die Frage zu geben, ob alle Protoplasmafortsätze der Zellen irgend eines Ganglions sich ausschliesslich in dem Rayon desselben Ganglions verzweigen, ohne aus dem Ganglion selbst herauszutreten. Die Antwort auf diese Frage wird bei vollständiger Färbung sowohl der Nervenelemente des Ganglions als auch der Nervenstämmchen, die in der Gallenblasenwand vertheilt sind, bis zu einem gewissen Grade ermöglicht. Unter solchen Bedingungen ist es nicht schwer an den Gallenblasen-Präparaten Ganglien zu finden, die in grösserer oder geringerer Entfernung von einander belegen und unter einander durch Nervenstämmchen oder Aestchen von verschiedener Dicke, an welchen sie sitzen, verbunden sind. Oft kann man irgend ein Ganglion mit Nervenstämmchen antreffen, die von den Polen des Ganglions nach verschiedenen Richtungen ausgehen und mit denen ihrerseits neue Ganglien in Verbindung stehen, welche von dem gegebenen Ganglion sich in verschiedener Entfernung befinden.

Bei aufmerksamem Betrachten dergleichen benachbarter Ganglien konnte ich oft bemerken, dass einige der Protoplasmafortsätze irgend einer sympathischen Zelle sich an der Peripherie desselben Ganglions verzweigen, andere aber, in einer Anzahl von 1—2 und zuweilen mehr, über die Grenzen des Ganglions selbst hinausgehen, in dieses oder jenes Nervenstämmchen, welches das betreffende Ganglion mit den benachbarten verbindet, eindringen und sodann in demselben zusammen mit Nervenfasern verlaufen, die entweder aus sympathi-

schen Zellen des betreffenden Ganglions entspringen, oder in ihm endigen, oder endlich, nur durch das Ganglion hindurchgehen (Fig. 3 und 8).

Nachdem die genannten Fortsätze eine gewisse Strecke weit, je nach der Entfernung des betreffenden Ganglions von anderen, fortgeschritten und das nächstbelegene Ganglion erreicht haben, zerfallen sie gewöhnlich in einige Aestchen, welche sich an der Peripherie des Ganglions ausbreiten, nochmals theilen und schliesslich an der Bildung des Geflechts Antheil nehmen (Fig. 3). Oft entsendet einer der beschriebenen Fortsätze in einiger Entfernung von der Zelle und noch in den Grenzen des gegebenen Ganglions zuvor zu letzterem einige Aestchen, oder aber er theilt sich nach seinem Hinaustreten aus dem Ganglion erst im Nervenstämmchen selbst, wobei die aus seiner Theilung entstandenen Aestchen sich entweder zusammen mit ihm zum benachbarten Ganglion begeben, oder aber es kehren einige Aestchen zu dem Ganglion zurück, aus welchem der genannte Fortsatz ursprünglich hervorgegangen (Fig. 3).

Die Dicke der genannten Fortsätze ist gewöhnlich verschieden: einige sind recht dick und mit varicösen Verdickungen von unregelmässiger Form besetzt und können in gewissen Fällen mit Remak'schen Fasern verwechselt werden. Soviel ich bemerken konnte, unterscheiden sie sich von letzteren durch die Anwesenheit der soeben erwähnten Varicositäten von unregelmässiger Form, durch das Fehlen der charakteristischen Kerne längs ihrem Verlaufe und hauptsächlich dadurch, dass sie unterwegs, wie bereits oben bemerkt, einer Theilung unterworfen werden. Aber den Charakter dieser Fortsätze kann man mit voller Gewissheit nur in dem Falle bestimmen, wenn es gelingt, sie bis dicht an die Zellen selbst zu verfolgen und zu constatiren, dass von jeder Zelle, mit der sie in Verbindung stehen, ausserdem noch ein Axencylinderfortsatz ausgeht, wie dieses aus Fig. 3 ersichtlich ist. Uebrigens findet eine Schwierigkeit im Erkennen der beschriebenen Fortsätze nur in dem Falle statt, wenn sie sehr lang sind und folglich solche Ganglien mit einander verbinden, die durch eine grössere Entfernung von einander getrennt sind. Sind die Fortsätze verhältnissmässig kurz, so hört die Schwierigkeit, sie von Remak'schen Fasern zu unterscheiden, auf.

Oft kann man im Verlauf eines Nervenstämmchens einige

Ganglien antreffen, welche einander sehr nahe liegen; wenn man solche Ganglien betrachtet, lässt sich wahrnehmen, dass die Protoplasmafortsätze irgend einer Zelle, die zu dem einen oder dem andern Ganglion gehört, nach zwei verschiedenen Richtungen auseinandergehen: die einen verzweigen sich in dem Ganglion, welchem die Zelle selbst angehört, die anderen begeben sich, ihren Charakter beibehaltend und sich unterwegs theilend, zum benachbarten Ganglion und verzweigen sich schliesslich in ihm (Fig. 8 und 9). Bisweilen gelingt es zu beobachten, wie solche Fortsätze von Zellen ausgehen, welche an den Polen zweier benachbarter Ganglien belegen sind, wobei sie längs dem Nervenstämmchen verlaufen, welches die genannten Ganglien mit einander verbindet; unterwegs begegnen sie sich im Stämmchen selbst, wo sie in einzelne Aestchen zerfallen, welche sich dem Anscheine nach mit einander verflechten (Fig. 8).

Nach meinen Beobachtungen gehen die Fortsätze, vermittelst deren das von den Protoplasmafortsätzen der Zelle eines Ganglions gebildete Geflecht mit dergleichen Geflechten anderer benachbarter Ganglien in Verbindung gesetzt wird, am häufigsten von Zellen aus, welche an den Polen des Ganglions belegen sind.

Längs dem Verlaufe der Nervenstämmchen sind, wie bereits oben bemerkt, ausser den Ganglien noch einzelne sympathische Zellen hier und da zerstreut, die entweder nahe bei einander und zugleich nahe bei irgend einem Ganglion belegen sind, oder, im Gegentheil, ganz vereinzelt zwischen den Nervenfasern des Stämmchens eingelagert sich vorfinden und mehr oder weniger weit von anderen Zellen und den Ganglien abstehen; nicht selten sind sie in den Nervenästchen eingeschlossen, welche die Arterien der Gallenblase umflechten.

Was diejenigen Zellen betrifft, welche nahe bei einander belegen sind, so gehen die Protoplasmafortsätze je nachdem, ob zu dem Bestande einer solchen, gleichsam, Zellenkette 2 oder eine grössere Anzahl, 3—4, Zellen gehören, entweder nur von den einander zugewandten Polen der Zellen aus, oder eine solche Art und Weise des Hervorgehens der Fortsätze ist nur den Zellen eigen, welche die Enden der gegebenen Kette einnehmen, während die übrigen, zwischen ihnen eingeschlossenen Zellen die Fortsätze von allen Seiten oder von beiden Polen aus entsenden (Fig. 9). Wie in diesem, so in jenem Falle theilen sich die

Fortsätze allmählich, gehen einander entgegen, verflechten sich darauf mit einander und bilden ein Geflecht. Viel schwieriger ist die Entscheidung der Frage über das Verhalten der Protoplasmafortsätze derjenigen Zellen, welche ganz isolirt und dabei von anderen ähnlichen Zellen oder Ganglien entfernt liegen. Wie zum Theil bereits oben bemerkt, befinden sich diese Zellen entweder zwischen den Fasern irgend eines Nervenstämmchens, oder sie liegen nur dem letzteren an, oder, endlich, sie lagern sich an den Stellen des Zusammentreffens einiger, 2—3—4, feiner Stämmchen. Nur bei intensiver und vollständiger Färbung sowohl der Fasern, welche die Nervenstämmchen bilden, als auch der Protoplasmafortsätze der Zellen, gelingt es diese zu beobachten und ihren ganzen Verlauf oder wenigstens eine gewisse Strecke desselben zu verfolgen.

Die Protoplasmafortsätze nehmen am häufigsten in den beschriebenen Zellen, welche meistentheils eine spindelförmige oder ovale Gestalt haben, ihren Anfang und zwar in einer Anzahl von 1—2—3 von jedem Pol der Zelle, wonach bald alle oder nur einige von ihnen in einzelne mehr oder weniger feine, glatte oder varicöse Fäden zerfallen, welche ihrerseits wiederum von sich aus zuweilen 2—3 sehr feine varicöse Fädchen abgeben (Fig. 13). Gewöhnlich verlaufen die aus der Theilung der Protoplasmafortsätze entstandenen Fäden nach der Seite, welcher die Pole der Zelle zugewandt sind, d. h. nach zwei einander entgegengesetzten Richtungen, aber zuweilen sondert sich irgend ein Fädchen von einem aus der Seite eines Pols der Zelle ausgehenden Fortsatze ab und verläuft dann zusammen mit den Fortsätzen, welche vom andern Pol aus ihren Anfang nehmen (Fig. 13).

Ferner geht oft sowohl aus dem einen, wie auch aus dem anderen Pol der Zelle ein mehr oder weniger feiner Fortsatz aus und jeder derselben verläuft zusammen mit den Nervenfasern des gegebenen Stämmchens, erscheint glatt oder varicös und unterliegt, so weit er sich im Stämmchen verfolgen lässt, keiner Theilung (Fig. 13). Zuweilen liegen einem der Fortsätze einer solchen bipolaren Zelle in einer gewissen Entfernung von einander vertheilte Kerne spindelförmiger Zellen an, in Folge dessen dieser Fortsatz unzweifelbar den Charakter eines Axencylinderfortsatzes erhält (Fig. 13 *a'*).

Ueberhaupt kann man unter günstigen Umständen viele der beschriebenen Fortsätze eine beträchtliche Strecke weit verfolgen, aber wegen ihrer Feinheit und Glätte gleichen sie so sehr den Nervenfasern, mit denen zusammen sie im Stämmchen verlaufen, dass es in einer gewissen Entfernung von der Zelle fast unmöglich ist, sie von den Fasern selbst zu unterscheiden. Nur wenn man sich von der unmittelbaren Verbindung der Fasern mit dem Zellkörper überzeugt hat, ist man im Stande über ihren eigentlichen Charakter zu urtheilen.

Was die Zellen anbetrifft, welche sich an den Vereinigungsstellen einiger Stämmchen befinden, so gehen von ihnen 2—3—4 und mehr Fortsätze aus, wobei, so viel ich beobachten konnte, in jedes einzelne Stämmchen ein oder mehrere solcher Fortsätze eintreten.

Wohin die Fortsätze der beschriebenen Zellen sich begeben und wie sie endigen, desgleichen ob dieselben alle, mit Ausnahme eines einzigen, zu den Protoplasmafortsätzen gehören, oder ob sie im Gegentheil alle ohne Ausnahme zu den Axencylinderfortsätzen zu rechnen sind, — eine Antwort auf diese Fragen ist beim Studium der einzelnen Zellen, welche sich in grösserer Entfernung von anderen Zellen befinden, schwierig. In Anbetracht dessen, dass die in Rede stehenden Zellen sich nur durch ihre isolirte Lage von anderen nahe bei einander liegenden Zellen und von solchen, welche Ganglien bilden, unterscheiden, kann man fast mit Bestimmtheit behaupten, *dass die Mehrzahl der Fortsätze dieser Zellen*, wie es in gleicher Weise in anderen sympathischen Zellen stattfindet, *den Charakter von Protoplasmafortsätzen haben, während einer derselben sich wie ein Axencylinderfortsatz verhält*. Aber in Folge der ausnahmsweisen Lage der Zellen selbst müssen ihre Protoplasmafortsätze nothwendigerweise zuvor eine ziemlich weite Strecke verlaufen, ehe sie dergleichen Fortsätze anderer ähnlicher Zellen oder Fortsätze von Zellen irgend eines Ganglions erreichen, — alsdann zerfallen sie in einzelne Aestchen und verflechten sich mit ihnen. Für die Möglichkeit eines solchen Verhaltens spricht ferner einerseits das Vorhandensein von langen und kurzen Protoplasmafortsätzen, welche aus dem Bereiche eines Ganglions heraustreten und sich in benachbarten Ganglien verzweigen, anderseits — ihre Theilung und die häufige An-

wesenheit von besonders grossen, ein wenig abgeplatteten varicösen Verdickungen unregelmässiger Form, die den Protoplasmafortsätzen eigen zu sein pflegen. Zuweilen kann man ferner einzelne in der Nähe des Ganglions belegene Zellen antreffen, deren Protoplasmafortsätze ihre Richtung zum Ganglion nehmen und sich schliesslich in ihm verzweigen.

Wie mir scheint, ist in der Thatsache, dass die Körper der beschriebenen Zellen in gar keiner Beziehung zu den Protoplasmafortsätzen anderer Zellen stehen, noch ein Beweis zu finden gegen die Meinung von Ramon y Cajal von der Bedeutung der pericellularen Nester, von denen der genannte Forscher annimmt, dass sie zur Associirung der einzelnen sympathischen Zellen mit einander dienen.

Der Axencylinderfortsatz (Fig. 1, 2, 3, 4, 6 . . . 10 und 11) geht unmittelbar vom Zellkörper oder von einem der Protoplasmafortsätze der Zelle aus, wobei jede Zelle, wie Ramon y Cajal in einem seiner letzten Artikel ganz richtig bemerkt, nur einen solchen Axencylinderfortsatz besitzt. In beiden Fällen nimmt der Fortsatz gewöhnlich seinen Anfang mit einer konusartigen Verdickung, an deren Spitze er sich in einen mehr oder weniger dicken Faden — Remak'sche Faser — verwandelt.

Die konusartige Verdickung erscheint je nach der Färbungsperiode, in welcher sich die gegebene Zelle befindet, mehr oder weniger körnig, oder aber, falls sich die chromophilen Schollen im Zellkörper gefärbt haben, hat sie dieselbe Structur, wie die peripherische Schicht des Zellkörpers, d. h. es tritt in ihr die nicht gefärbte oder schwach gefärbte Grundsubstanz, in welcher nur eine geringe Anzahl chromophiler Schollen vertheilt sind, deutlich hervor (Fig. 14, *a*). Die letzteren haben meistentheils eine unbedeutende Grösse, eine runde, ovale oder spindlige Form und sind in der ganzen Verdickung zerstreut; oft liegen einige Schollen an der Basis der Verdickung und andere, in der Anzahl von 1—2, nehmen Platz in deren Spitze, daher dieselbe in solchen Fällen dunkelviolett gefärbt erscheint. In seinem weiteren Verlauf färbt sich der Axencylinderfortsatz gewöhnlich mehr oder weniger dunkelviolett, resp. blau, wobei ich bei starken Immer-

sionen in ihm die Anwesenheit nicht scharf contourirter, sehr feiner Fädchen beobachten konnte.

Der Axencylinderfortsatz, welcher gleich den Protoplasmafortsätzen von der peripherischen Schicht des Zellkörpers aus anfängt, ragt oft mit seiner helleren Basis gleichsam in den intensiver gefärbten Centraltheil des Zellkörpers ein wenig hinein. In Anbetracht dessen, dass dasselbe, wie oben bemerkt, auch in Bezug auf die Basis der Protoplasmafortsätze der Zelle der Fall ist, so kann man dieser Erscheinung nicht diejenige Bedeutung geben, welche ihr Schaffer[1]), Lenhossék[2]) und andere Forscher, welche die Structur der Zellen des Centralnervensystems nach der Methode Nissl's untersucht haben, zuschreiben. In dieser Beziehung, wie auch hinsichtlich des Umstandes, dass in der konusartigen Verdickung des Axencylinderfortsatzes, wie auch in den Protoplasmafortsätzen, chromophile Schollen Platz greifen, stimmen meine Beobachtungen mit denen der soeben genannten Forscher nicht überein.

In den grossen Ganglien windet sich der Axencylinderfortsatz, je nach der Lage der Zelle, von welcher er ausgeht, in geringerem oder stärkerem Grade zwischen den einzelnen Zellen und tritt dann in eins von den mit dem betreffenden Ganglion in Verbindung stehenden Nervenstämmchen ein (Fig. 2 und 10); in demselben kann man ihn oft sehr weit weg von der Zelle verfolgen. Zuweilen gelingt es zu beobachten, wie dieser oder jener Axencylinderfortsatz, nachdem er sich vom Nervenstämmchen abgesondert hat, sich zur Wand einer Arterie begiebt und diese eine grosse Strecke weit begleitet. Gewöhnlich verlaufen die Axencylinderfortsätze, von den Zellen ausgehend, die zu einem und demselben Ganglion gehören, ohne Rücksicht auf die Grösse des letzteren, nach verschiedenen Richtungen und treten in verschiedene mit dem Ganglion in Verbindung stehende Nervenstämmchen ein. Dasselbe kann man auch hinsichtlich des Verhaltens des Axencylinderfortsatzes derjenigen Zellen, welche einzeln längs dem Verlaufe irgend eines Stämmchens und zudem in geringer Entfernung von einander belegen sind, sagen (Fig. 9). Ob der Axencylinderfortsatz beim Hervorgehen aus dem betreffenden Ganglion Collaterale abgiebt, oder nicht, in Bezug auf diese

1) L. c.

2) L. c.

Frage sagt A. v. Gehuchten, dass er die Gegenwart derselben nicht bemerken konnte. M. Lenhossék weist in seiner Abhandlung darauf hin, dass es ihm gelungen ist in den Ganglien des Kaninchens zu bemerken, wie bisweilen vom Axencylinderfortsatze, nicht weit von seinem Ursprunge sich ein Collateralast absonderte.

Bei der Färbung der sympathischen Zellen mit Methylenblau kann man wahrnehmen, wie dieses in Fig. 6 c, c′ dargestellt ist, dass fast von jeder konusartigen Verdickung, mit welcher der Fortsatz anfängt, oft eine Menge Seitenästchen verschiedener Dicke sich abtheilt; die letzteren haben ganz den Charakter von Protoplasmafortsätzen, werden oft, gleich diesen, Theilungen unterworfen und nehmen schliesslich mit denselben zugleich Antheil an der Bildung des allgemeinen Geflechts. In dieser Beziehung finden wir eine Aehnlichkeit zwischen den sympathischen Zellen und den Zellen des Centralnervensystems: hier wie dort unterscheiden sich die Aestchen, welche von den konusartigen Verdickungen, mit denen die genannten Fortsätze anfangen, ausgehen, in nichts von den Protoplasmafortsätzen. Aber ausser den soeben angeführten Aestchen, sondert sich von dem Axencylinderfortsatz selbst, so lange er im Rayon des gegebenen Ganglions bleibt, zuweilen eine grössere oder geringere Anzahl äusserst feiner, varicöser Fäden ab, welche oft zwischen den Ganglienzellen in einige noch feinere Fäden zerfallen; diese sind bedeutend feiner als die Aestchen, welche von den konusartigen Verdickungen aus ihren Anfang nehmen, und an den Stellen ihrer Absonderung vom Fortsatze beobachtet man oft dreieckige Erweiterungen (Fig. 6 B, c′). Die genannten Fäden gehören anscheinend zu den eigentlichen Collateralen des Axencylinderfortsatzes. In welcher Weise die beschriebenen Collateralen in den Ganglien endigen, — darüber kann ich einstweilen noch nichts sagen.

In dem Falle, wenn der Axencylinderfortsatz seinen Anfang von einem der Protoplasmafortsätze der Zelle nimmt, sondert er sich von der Basis irgend eines Fortsatzes, oder von irgend einem der dicken Aestchen desselben ab, oder aber einer der Protoplasmafortsätze entsendet vorzugsweise viele Aestchen zum gegebenen Ganglion und erreicht darauf die Peripherie des letzteren,

wo er schliesslich, wie aus Figur 4 *A* ersichtlich, einen Axencylinderfortsatz abgiebt.

Zuweilen theilt sich von der Zelle nur ein mehr oder weniger dicker und kurzer Fortsatz ab, welcher bald in mehrere Aestchen zerfällt, von welchen ein Aestchen sich darauf zum Axencylinderfortsatz gestaltet. Oft trifft man unter den sympathischen Zellen solche mit zwei ziemlich dicken Fortsätzen an, die meistentheils von den Polen der gegebenen Zelle ausgehen; jeder dieser Fortsätze theilt sich in der Nähe der Zelle in einige Aestchen, von denen eins, aus der Theilung dieses oder jenes Fortsatzes entstanden, den Charakter eines Axencylinderfortsatzes annimmt, in irgend ein Nervenstämmchen eintritt und in demselben eine lange Strecke weit verfolgt werden kann.

Von der Spitze der konusartigen Verdickung angefangen, erscheint der Axencylinderfortsatz als ein ziemlich dicker Faden oder als eine Faser, welche ihren Durchmesser eine beträchtliche Strecke weit nicht merklich verändert und von Methylenblau meistentheils ganz gleichmässig gefärbt wird; nur sehr selten und bei sehr günstiger Färbung konnte ich beobachten, dass in den Bestand einer solchen Faser äusserst feine Fibrillen eintreten, welche nicht besonders scharf hervortreten, wahrscheinlich in Folge dessen, dass sie eine unbedeutende Quantität Interfibrillar-Substanz enthält. Die Dicke des Fortsatzes steht bis zu einem gewissen Grade in directem Verhältnisse zur Grösse der Zelle selbst, von welcher er ausgeht und erreicht annähernd 0,0021—0,0014 mm. In den verhältnissmässig sehr kleinen Ganglienzellen der Darmgeflechte erscheint der Axencylinderfortsatz, wie weiterhin gesagt werden wird, als äusserst feiner Faden.

Soviel ich mich sowohl an mit pikrinsaurem Ammoniak fixirten, wie an ganz frischen Präparaten überzeugen konnte, erscheint der Axencylinderfortsatz ganz glatt und nur in seltenen Fällen kann man an ihm das Vorhandensein von kleinen spindelförmigen Verdickungen, welche an Varicositäten erinnern, bemerken (Fig. 1, 2 u. s. w.). Diesen Charakter behält er nicht selten sowohl bei seinem Verlauf innerhalb der Nervenstämmchen, als auch ausserhalb derselben und bis fast dicht zu seinen Endverzweigungen bei. Allein nicht immer ist es so leicht einen Axencylinderfortsatz von Protoplasmafortsätzen einer sympathischen Zelle zu unterscheiden. Auf Schwierigkeiten in der Bestimmung

des Charakters der Fortsätze stossen wir bei der Untersuchung der Fortsätze solcher Zellen, welche sich völlig isolirt von anderen Zellen in den Nervenstämmchen vorfinden. Zur Unterscheidung eines Axencylinderfortsatzes von Protoplasmafortsätzen in Zellen solcher Art dient uns, wie bereits oben gesagt, die charakteristische Eigenheit der letzteren, dass sie häufig nach Zurücklegung einer gewissen Strecke sich theilen und mit varicösen Verdickungen von unregelmässiger Form besetzt erscheinen; aber in einigen Fällen können diese Kennzeichen in Bezug auf die Protoplasmafortsätze der bezeichneten Zellen fehlen, — alsdann ist es uns nicht mehr möglich den Charakter der Fortsätze zu bestimmen. Ausserdem trifft man zuweilen, vorzugsweise in den grossen Ganglien, auch Zellen an, von welchen einige lange Protoplasmafortsätze ausgehen (Fig. 7), wobei sowohl die Fortsätze selbst, als auch die aus ihrer Theilung entstandenen Aestchen vollständig glatt oder mit einer sehr beschränkten Anzahl varicöser Verdickungen besetzt erscheinen. Sie unterscheiden sich von den Axencylinderfortsätzen nur dadurch, dass sie sich meistentheils in den Grenzen des gegebenen Ganglions theilen und auch endigen, während der Axencylinderfortsatz ohne sich zu theilen aus dem Ganglion heraustritt, worauf man ihn dann in grösserer oder geringerer Ausdehnung in irgend einem mit dem Ganglion in Verbindung stehenden Nervenstämmchen antreffen kann. In dem Falle, dass sich nur derjenige Abschnitt des Axencylinderfortsatzes färbt, welcher sich im Ganglion befindet und sich ferner noch Seitenästchen von ihm absondern, schwindet in den beschriebenen Zellen fast jeder Unterschied zwischen ihm und den Protoplasmafortsätzen.

Dank dem Umstande, dass sich durch das Methylenblau oft im allgemeinen die Kerne vieler Zellen, nicht nur der Nervenzellen, sondern, auch anderer, — Bindegewebszellen u. s. w. — färben, fällt es nicht schwer zu beobachten, dass dem Axencylinderfortsatze ovale Kerne anliegen, welche schwächer gefärbt erscheinen, als der Fortsatz selbst und daher mit genügender Deutlichkeit hervortreten. Sie sind mehr oder weniger von einander entfernt und gehören, wie dieses aus Fig. 6, *A* ersichtlich ist, nicht allein zu dem der Zelle am nächsten belegenen Abschnitt des genannten Fortsatzes, sondern finden sich auch im ganzen ferneren Verlauf desselben. Zuweilen kann man beobachten,

dass dieser oder jener Kern sich mit einer feinen Protoplasmaschicht umgiebt, die sich an den Polen des Kerns in einen feinen Fortsatz in die Länge zieht, in Folge dessen das ganze Gebilde eine spindelförmige Gestalt erhält, d. h. in der That als eine Zelle erscheint. Ob nun die bezeichneten spindelförmigen Zellen zur Schwann'schen Scheide gehören, oder ob sie dem Axencylinderfortsatz selbst unmittelbar anliegen, das zu entscheiden ist bei Benutzung von mit Methylenblau gefärbten Präparaten sehr schwierig. Unzweifelhaft gewiss ist nur, dass dem Axencylinderfortsatz in seinem ganzen, oft beträchtlich weiten Verlauf eigenthümliche, etwas abgeplattete Zellen anliegen, welche in ziemlich geringer Entfernung von einander angetroffen werden.

Was die Frage betrifft, ob die Axencylinderfortsätze der Zellen eine Markscheide erhalten, muss ich bemerken, dass ich beim Durchsehen von Hunderten von Präparaten nicht ein einziges Mal beobachten konnte, dass irgend ein Axencylinderfortsatz irgend einer in der Gallenblasenwand eingelagerten sympathischen Zelle eines Ganglions früher oder später eine Markscheide erhalten hätte; stets erschien er, so weit ich ihn im Nervenstämmchen verfolgen konnte, als marklose Remak'sche Faser. Die markhaltigen Fasern, welche in den Stämmchen enthalten waren, endigten entweder gewöhnlich in den Ganglien, oder sie treten nach Zurücklegung einer gewissen Strecke aus den Nervenstämmchen heraus und begaben sich darauf zu den Gefässen.

Kölliker[1]) sagt in seiner Anmerkung über die Remak'schen Fasern der Milz, dass die bezeichneten Fasern aus feinen Fibrillen, eigentlich nackten Axencylindern bestehen, in der 6. Auflage seines Lehrbuch der Histologie aber bemerkt er hinsichtlich der Remak'schen Fasern unter anderem Folgendes: „dagegen sind die unverästelten Fortsätze dieser Zellen, wie ich selbst, Ramon, v. Gehuchten und Sala gefunden haben, unzweifelhaft nervöse Fortsätze und von diesen ist die Annahme wohl begründet, dass jede derselben in eine Remak'sche Fibrille übergehe". Die Benennung „Remak'sche Fibrille", welche Kölliker dem Axencylinderfort-

1) A. v. Kölliker: Verhandl. d. Anatom. Gesellschaft auf der sechsten Versammlung in Wien, 7.—9. Juni, 1892; Handb. d. Gewebelehre, 6. Aufl. Bd. II, p. 36.

satze der sympathischen Zellen giebt, scheint mir, so weit ich nach eigenen Beobachtungen schliessen kann, nicht ganz glücklich und der Wirklichkeit wenig entsprechend zu sein. Mit der Bezeichnung „Fibrille“ sind wir in der Histologie gewohnt die Vorstellung von äusserst feinen Fädchen zu verbinden, aus welchen im Nervengewebe z. B. die Endverzweigungen sowohl der Protoplasma- als auch der Axencylinder-Fortsätze der Zellen bestehen. Was den Axencylinderfortsatz der sympathischen Zellen anbetrifft, so erscheint er überhaupt durchaus nicht als eine solche äusserst feine Fibrille, — im Gegentheil, seine Dicke ist oft nicht geringer als die eines ähnlichen Fortsatzes vieler grossen Zellen des Centralnervensystems und besteht scheinbar selbst aus feinen Fibrillen. Sogar die sehr feinen Axencylinderfortsätze der Zellen der Auerbach'schen und Meissner'schen Geflechte erscheinen nicht so sehr fein, dass sie die Bezeichnung Fibrillen verdienen. Deshalb muss man unter einer Remak'schen Faser nicht ein Bündel Remak'scher Fibrillen, resp. Axencylinderfortsätze der Zellen im Sinne Kölliker's, sondern einen abgesonderten Axencylinderfortsatz der sympathischen Nervenzelle verstehen.

Die Nervenfasern, welche in den Ganglien endigen, gehören, wie die Beobachtungen Kölliker's, Ramon y Cajal's, v. Gehuchten's, L. Sala und And. gezeigt haben, zu den sympathischen markhaltigen und marklosen Fasern und zu den Fasern des Centralnervensystems, die von den vorderen Wurzeln des Rückenmarks, vom IX, X und XI Paar der Kopfnerven ausgehen und als Lenhossék'sche Fasern mit den sensiblen Wurzeln laufen.

Ich habe bereits oben bemerkt, dass man bei Färbung der Nerven mit Methylenblau in den Nervenstämmchen ausser den Remak'schen Fasern ohne Mühe noch das Vorhandensein von markhaltigen Fasern beobachten kann, von welchen einige nach Zurücklegung einer gewissen Strecke aus den Stämmchen hervortreten und sich zu den Gefässen der Gallenblase begeben, andere aber in den Stämmchen verbleiben, allmählich ihre Markscheide verlieren und dann, sich von Remak'schen Fasern fast nicht unterscheidend, zu diesem oder jenem Ganglion verlaufen, wo sie endigen. Von den in den Ganglien endigenden Fasern, wie dieses auch in Bezug auf die sich zu den Blut-

gefässen der Gallenblase begebenden Fasern der Fall ist, theilen sich unterwegs markhaltige und marklose Aestchen ab, die zusammen mit den Fasern, denen sie ihren Ursprung verdanken, zu den Ganglien verlaufen. Ferner existiren, wie ich oben bereits bemerkte, ausser den in die Ganglien eintretenden und in ihnen endigenden markhaltigen Fasern noch solche, welche durch die Ganglien nur hindurchgehen und dabei ihren Charakter nicht ändern, d. h. sie behalten ihre Markscheide bei, und an ihnen sind die Ranvier'schen Einschnürungen deutlich sichtbar; dergleichen Fasern trifft man anscheinend nur in sehr beschränkter Anzahl an.

In Anbetracht dessen, dass die sympatischen Fasern, welche von den Ganglienzellen der Gallenblase ausgehen, so viel ich sie in den Stämmchen beobachten konnte, in ihrem ganzen Verlauf marklose Remak'sche Fasern verbleiben, muss man nothwendigerweise anerkennen, dass alle in den Nervenstämmchen der Gallenblase enthaltenen markhaltigen Fasern nicht von den in diesem Organ eingelagerten Ganglien, sondern viel weiter her ihren Anfang nehmen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass einige von ihnen (die feinen Fasern) zu den markhaltigen sympathischen Fasern gehören, andere aber (die dicken markhaltigen Fasern) aus den Zellen des Centralnervensystems entspringen, wobei sowohl diese wie jene Fasern zusammen mit den aus dem Plexus coeliacus hervorgehenden Remak'schen Fasern, die in die Gallenblase eintretenden Nervenstämmchen bilden.

Da die in den Ganglien endigenden markhaltigen Fasern meistentheils ihre Markscheide in sehr weiter Entfernung von den Ganglien, in welchen sie sich verzweigen, verlieren, so erscheinen fast alle Fasern, welche in dieses oder jenes Ganglion eintreten, als marklose Fasern. Wenn man solche Fasern in der Nähe der Ganglien und in gewisser Entfernung von letzteren beobachtet, so kann man leicht bemerken, dass sie eine verschiedene Dicke besitzen: die einen sind ziemlich dick, andere dagegen feiner, noch andere endlich haben das Aussehen feiner varicöser Fäden, wobei vielen der genannten Fasern Zellen mit ovalen Kernen anliegen. Zufolge des soeben angeführten Umstandes ist es ziemlich schwer in der Nähe der Ganglien den Charakter der in letzteren endigenden Fasern zu bestimmen und zu entscheiden, welche von ihnen zu den markhaltigen Fasern,

die ihre Markscheide nur verloren haben und zu den aus ihrer Theilung entstandenen marklosen Aestchen gehören, und welche von ihnen zu den eigentlichen Remak'schen Fasern zu zählen sind. Wenn man aber das Präparat verschiebt und den Verlauf solcher Fasern in den Stämmchen genau beobachtet, so kann man oft viele Fasern bis dicht an diejenige Stelle verfolgen, wo sie ihre Markscheide wieder erhalten und auf solche Weise constatiren, dass sie zu den markhaltigen Fasern gehören. Die übrigen in den Ganglien endigenden Fasern erscheinen sogar in bedeutender Entfernung von letzteren als marklose Fasern und gleichen ganz den Remak'schen Fasern. Wenn man in Betracht zieht, dass viele markhaltige Fasern, nachdem sie ihre Markscheide verloren haben und bevor sie in dieses oder jenes Ganglion eintreten, darauf in den Stämmchen einen sehr langen und complicirten Verlauf nehmen, wobei sie unterwegs marklose Aestchen abgeben, so wird es verständlich, dass man sogar hinsichtlich derjenigen Fasern, welche in bedeutender Entfernung von den Ganglien den Charakter markloser Fasern bewahren, nicht mit Bestimmtheit behaupten kann, ob sie zu den Remak'schen Fasern gehören oder nicht.

Jedenfalls ist in Bezug auf die in den Ganglien der Gallenblase endigenden Fasern einstweilen nur soviel gewiss, dass einige von ihnen zu den markhaltigen Fasern verschiedener Dicke gehören, andere aber als marklose Fasern und feine varicöse Fäden erscheinen.

Soviel ich beobachten konnte, winden sich die feineren der soeben bezeichneten markhaltigen und marklosen Fasern, nachdem sie in ein Ganglion durch dessen Pole eingetreten, auf verschiedene Weise zwischen den sympathischen Zellen und auf der Oberfläche des Ganglions selbst, wobei sie während ihres Verlaufs feine Seitenästchen abgeben und, eine weitere oder kürzere Strecke zurücklegend, schliesslich selbst in einige feine Aestchen zerfallen (Fig. 10 und 11). Sowohl die Seiten- als auch die Endästchen theilen sich allmählich in eine grosse Anzahl feiner Fäden, die sich mit einander, so wie mit den Aestchen und Fäden, welche aus der Theilung anderer dergleichen Fasern entstanden sind, nach verschiedenen Richtungen hin durchkreuzen und schliesslich in eine unzählbare Menge ihrerseits sich wiederum theilender unendlich feiner Fädchen zerfallen.

Letztere verbreiten sich in den Zwischenräumen zwischen den sympathischen Zellen und auf der Oberfläche von deren Kapsel und bilden im ganzen Ganglion und an dessen Peripherie ein allgemeines, äusserst dichtes Geflecht (Fig. 11). Die einzelnen Fädchen des beschriebenen Geflechts liegen unmittelbar nur den Protoplasmafortsätzen der Zellen an, kommen aber nicht in directe Berührung mit den Körpern der Zelle selbst, von welcher sie deren Kapsel absondert. Alle Fäden des Geflechts sind mit einer Menge kleiner varicöser Verdickungen von runder oder ovaler Form besetzt, in Folge dessen bei Färbung einer möglichst grossen Anzahl der Fäden des Geflechts, das ganze Ganglion, wenn man es durch schwache Objective betrachtet, oft wie von einer unzählbaren Menge kleiner gefärbter Körnchen durchsetzt erscheint. Da das genannte Geflecht mit den Körpern der Ganglienzellen in keiner unmittelbaren Beziehung steht, so kann man es intercellulares Geflecht nennen.

Aber nicht alle centrifugalen Fasern endigen mit einem intercellularen Geflecht: neben ihnen tritt in jedes Ganglion eine kleine Anzahl verhältnissmässig dicker Fasern ein, welche in grösserer oder geringerer Entfernung vom Ganglion sich mit einer Markhülle umgeben und auf solche Weise zu den markhaltigen Fasern gerechnet werden müssen. Sie winden sich zwischen den Ganglienzellen und geben gleich den Fasern der ersteren Art Collaterale ab, worauf sie, allmählich dünner werdend, in einige Aestchen zerfallen. Die aus der Theilung jeder solcher Faser im Ganglion entstandenen Aestchen treten zu den sympathischen Zellen (je ein bis zwei zu jeder Zelle) heran, dringen durch deren Hülle, legen sich eng an die Zellen selbst an und machen zuweilen um dieselben einige Züge. Die genannten Aestchen zerfallen, sich an der Oberfläche der Ganglienzellen windend, allmählich in mehr oder weniger feine Fäden, welche oft auf's neue einer Theilung unterworfen werden, sich mit einander und mit anderen ähnlichen Fäden, die anderen dergleichen Fasern angehören, verflechten und um jeden Zellkörper ein pericellulares Geflecht bilden (Fig. 12); dasselbe liegt unmittelbar der Oberfläche der Ganglienzelle an und befindet sich, wie mir scheint, zum Unterschiede von dem intercellularen Geflecht nicht über, sondern unter der Zellenhülle. Ausserdem haben die Fäden der pericellularen Geflechte eine bedeutend grössere Dicke,

als die unendlich feinen Fädchen des intercellularen Geflechts und sind mit grossen Varicositäten von runder, ovaler oder unregelmässiger Form besetzt, wie dieses besonders deutlich an den grossen sympathischen Ganglien (dem Gangl. stellatum u. and.) und in den Ganglien der Darmgeflechte wahrnehmbar ist.

Zufolge dessen, dass die Fasern der zweiten Art in den Ganglien Collaterale abgeben, nimmt jede einzelne Faser, je nach der Anzahl der abgegebenen Collateralen, Antheil an der Bildung einiger oder vieler pericellularer Geflechte; soviel ich beobachten konnte, besteht jedes Geflecht seinerseits wiederum grösstentheils aus Fäden, welche nicht allein einer, sondern mehreren centrifugalen Fasern der zweiten Art angehören.

Was die Ganglienzellen anbetrifft, welchen man längs dem Verlaufe der Nervenstämmchen entfernt von anderen ähnlichen Zellen begegnet, so konnte ich zuweilen wahrnehmen, dass sie zu den centrifugalen Fasern in derselben Beziehung stehen, wie die einzelnen Zellen, welche zum Bestand der Ganglien gehören. Gewöhnlich treten an eine solche Zelle einige feine Fasern oder varicöse Fäden heran, welche in einer gewissen Entfernung von der Zelle in eine Menge äusserst feiner varicöser Fädchen zerfallen, die den der Zelle zunächst liegenden Abschnitt der Protoplasmafortsätze und die äussere Oberfläche der Zellkapsel wie mit einem Spinngewebe umgeben. Dabei kann man zuweilen beobachten, dass ausser dem auf der Zellenhülle belegenen Geflecht unter dieser Hülle noch ein anderes Geflecht vorhanden ist, das aus dicken varicösen Fäden besteht.

Der Charakter der Fäden, welche das intercellulare und die pericellularen Geflechte bilden, die verschiedene Lage und das damit verbundene Verhalten zu den Zellen der Geflechte selbst weisen darauf hin, dass die centrifugalen Fasern, welche an der Bildung jedes Geflechtes Antheil nehmen, nicht ein und denselben Ursprung haben. Zu Gunsten dessen spricht auch die verschiedene Dicke der Fasern, welche mit den genannten Geflechten endigen und der Umstand, dass die dünnen markhaltigen Fasern stellenweise ihre Markscheide verlieren, was bekanntlich meistens den sympathischen Fasern eigen ist.

Dass zweierlei Arten von centrifugalen Fasern existiren, dazu sind, wie bereits oben erwähnt, Beobachtungen vorhanden, freilich noch lange nicht hinreichende, auf Grund derer man mit

Bestimmtheit voraussetzen könnte, dass die einen der Fasern zu den direct motorischen sympathischen, die anderen aber zu den Fasern des Cerebrospinalsystems gehören; die Endverzweigungen dieser wie jener Fasern umflechten die Ganglienzellen. Nach den Beobachtungen M. Lenhossék's endigen die spinalen Fasern in den sympathischen Ganglien auf zweierlei Art: durch einfache Verzweigungen und unter Bildung von typischen Endkörben um die sympathischen Zellen herum.

In welcher Beziehung die von zweierlei Art centrifugaler Fasern gebildeten pericellularen Geflechte zu einander und zu den sympathischen Zellen stehen, ob sie eine und dieselbe Zelle oder verschiedene Zellen umflechten und ob zwischen ihnen irgend ein Unterschied besteht u. s. w. — in dieser Hinsicht waren unsere Kenntnisse noch unzureichend.

Meine eigenen Untersuchungen über die sympathischen Ganglien der Gallenblase und, wie im Verlaufe dieses Artikels gesagt werden wird, über die Ganglien der Darmgeflechte und die Grenzstrangganglien führen mich zu dem Schluss, dass die feinen Fasern, welche in den Ganglien mit intercellularem Geflechte endigen, zu den sympathischen, augenscheinlich vorzugsweise markhaltigen Fasern gehören, die dicken Fasern aber, deren Endverzweigungen in den Ganglien pericellulare Geflechte bilden, zu den markhaltigen Fasern zu rechnen sind, welche aus dem Cerebrospinalsystem entspringen.

Zwischen den Endverzweigungen der Fasern des sympathischen und des cerebrospinalen Nervensystems existirt, wie aus oben angeführter Beschreibung hervorgeht, ein scharfer Unterschied: die ersteren bestehen aus unendlich feinen, varicösen Fädchen, welche zwischen den Ganglienzellen belegen, von jeder Zelle durch deren Kapsel gesondert sind und in den Ganglien ein intercellulares Geflecht bilden, welches letztere mittels Contacts in enge Beziehung zu den Protoplasmafortsätzen der Zellen tritt. Die zweiten dagegen, d. h. die Endverzweigungen der Fasern des Cerebrospinalsystems, bestehen aus dicken Fäden, welche mit grossen Varicositäten besetzt sind und die Körper der Ganglienzellen umflechten, indem sie sich unter der Zellkapsel befinden, wodurch sie sich von den Fäden der intercellularen

Geflechte unterscheiden. Ob nun alle sympathischen Zellen eines jeden Ganglions von einem solchen Pericellulargeflecht umgeben sind, oder ob dieses nur bei einigen von ihnen der Fall ist, das kann ich augenblicklich noch nicht entscheiden.

Neuroglia. Ausser den Nervenelementen gehören zum Bestand der Ganglien des Sympathicus (Gangl. cervic. sup.), wie die Beobachtungen R. y Cajal's gezeigt haben, noch besondere, bald spindelförmige, bald sternförmige Zellen, welche R. y Cajal als zu den Zellen der Neuroglia gehörig ansieht.

Ungeachtet dessen, dass die Zellen der Neuroglia, so viel ich mich aus zahlreichen in dieser Richtung gemachten Untersuchungen überzeugen konnte, durch Methylenblau überhaupt nicht gefärbt werden, mit alleiniger Ausnahme der Zellen des Ependyms, welche sich nur in seltenen Fällen und bei langandauernder Einwirkung des Färbemittels tingiren, verhalten sich die von R. y Cajal beschriebenen Zellen zum Methylenblau anders und erhalten im Gegentheil zuweilen eine mehr oder weniger intensive Färbung. Im Fall der Färbung dieser Zellen ist es nicht schwer zu beobachten, dass sie eine sternförmige Gestalt haben, wobei von den Winkeln jedes Zellkörpers oft ziemlich lange und wiederholt sich theilende Fortsätze ausgehen (Fig. 15). Der Zellkörper schliesst einen Kern von runder oder ovaler Form ein und erscheint ebenso wie die vom Zellkörper ausgehenden Fortsätze mehr oder weniger abgeplattet.

Gewöhnlich lagern sich die bezeichneten Zellen in den Ganglien derart, dass 2—3 Zellen der äusseren Oberfläche der Kapsel jeder einzelnen sympathischen Zelle anliegen und, sich mit ihren Fortsätzen verflechtend, diese Kapsel umgeben (Fig. 15). Zuweilen begeben sich die Fortsätze einer und derselben Zelle zu den Kapseln einiger benachbarter Ganglienzellen.

Ausserdem muss ich noch bemerken, dass sich in einigen Fällen gleichzeitig mit den sympathischen Zellen auch Kerne runder oder ovaler Form färben, welche wie kleine Kronen um diesen oder jenen Zellkörper vertheilt sind und mehr oder weniger in die Seite der Zelle hineingepresst sind, in Folge dessen sich auf deren Oberfläche kleine Vertiefungen bilden (Fig. 2). Die genannten Kerne gehören wahrscheinlich den flachen Zellen

an, mit welchen die innere Oberfläche der Ganglienzellen-Kapsel bedeckt zu sein pflegt.

Oft diffundirt die Methylenblaulösung bei intensiver Färbung von den sympathischen Zellen aus unter die Kapsel, welche jede Zelle umgiebt und rückt sie stellenweise von dem Zellkörper fort, wodurch es den Anschein gewinnt, als ob von der Zelle eine Menge kurzer Fortsätze — Zapfen — ausgehen, oder, anders ausgedrückt, die Zelle gewährt den Anblick, wie sie ihn oft nach Einwirkung verschiedener anderer Reagentien in bekannter Weise darbietet.

Was die Natur der obengenannten flachen Zellen betrifft, welche R. y Cajal den Zellen der Neuroglia zuzählt, so scheint es mir, dass man sie nicht zu den eigentlichen Zellen der Neuroglia rechnen darf, welche sich mit Methylenblau nicht färben, sondern eher zu den Zellen bindegewebiger Natur, analog z. B. den sternförmigen Zellen, welche der Membr. propria der Enddrüsenschläuche vieler Drüsen anliegen; wie meine Beobachtungen gezeigt haben, werden diese zuweilen ebenfalls durch Methylenblau gefärbt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII—XIV.

Alle Zeichnungen sind von mir mittelst einer Camera lucida gefertigt worden, wobei ich mich bestrebt habe, das mikroskopische Bild der Präparate so genau als möglich wiederzugeben. Die Mehrzahl der Präparate ist zur Vermeidung unnöthiger Grösse nach Obj. 4 u. 6 Reichert's aufgenommen, aber zuvor wurde jedes Präparat durch starke Objective (Zeiss Apochr. 4,0, Apert. 0,95, Oc. 6 und $^1/_{12}$ Homog. Immers.) betrachtet.

Fig. 1. *A* sympathische Zellen, welche im Centraltheil eines Ganglions liegen; *B* sympathische Zellen, welche an einem Pol eines anderen, dem gegebenen benachbarten, Ganglions belegen sind; *a*) Axencylinder- und *b* Protoplasma-Fortsätze der Zellen. Die einen der Protoplasmafortsätze der Zelle *A* bilden pericellulare Geflechte, die anderen aber nehmen zusammen mit einigen Fortsätzen der Zellen *B* Antheil an der Bildung des allgemeinen Geflechts. Hund. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 2. Ein Ganglion, in welchem sich einige Zellen mehr oder weniger intensiv gefärbt haben, andere aber ganz ungefärbt geblieben sind. *a* Axencylinderfortsatz; *b* Protoplasmafortsätze; *c* Kerne der Zellenkapsel; *d* Nervenstämmchen. Hund. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 3. Zwei Ganglien. *a* Axencylinderfortsatz; *b* Protoplasmafortsätze der sympathischen Zellen; *c* ein Protoplasmafortsatz, welcher aus einem Ganglion heraustritt und sich in einem anderen verzweigt; *d* Nervenstämmchen. Hund. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 4. *A, B, C* u. *D* kleine Ganglien. *a* Axencylinderfortsatz; *b* Protoplasmafortsätze, welche an der Peripherie jedes Ganglions ein Geflecht bilden; *c* sympathische Zellen. Hund. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 5. Ein pericellular Geflecht, welches durch die Protoplasmafortsätze der Zellen gebildet ist. *a* sympath. Zellen; *b* Protoplasmafortsätze. Hund. Obj. 8ª Reichert's.

Fig. 6. *A* u. *B* zwei Ganglien, in welchen sich nur einige der sympathischen Zellen gefärbt haben; *a* Axencylinderfortsatz; *b* Protoplasmafortsätze; *c* u. *c'* Collateralen, welche von der konusartigen Verdickung und von dem Axencylinderfortsatz selbst ausgehen. Hund. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 7. Einzelne sympathische Zellen mit Axencylinder- (*a*) und Protoplasmafortsätzen (*b*). Hund. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 8. Vier kleine Ganglien, welche nahe bei einander liegen; in jedem Ganglion hat sich nur eine Zelle mit allen ihren Fortsätzen intensiv gefärbt. *a* Axencylinderfortsatz; *b* Protoplasmafortsätze; *c* Nervenstämmchen; *d* eine einzelne Zelle, welche zwischen den Fasern eines Nervenstämmchens belegen ist. Hund. Obj. 4 Reichert's.

Fig. 9. Einige Zellen, welche längs dem Verlaufe der Nervenstämmchen nahe bei einander liegen. *a* Axencylinderfortsatz; *b* Protoplasmafortsätze; *c* Nervenstämmchen. Hund. Obj. 4Reichert's.

Fig. 10. Ein Ganglion mit in ihm endigenden sympathischen (feinen) Fasern. *a* marklose Fasern; *b* eine markhaltige Faser. Hund. Obj. 4 Reichert's.

Fig. 11. *A* u. *B* zwei Ganglien, in welchen die sympathischen Fasern mit einem intercellularen Geflechte endigen. *a* Marklose Fasern, welche an der Peripherie des Ganglions verlaufen; *b* eine Nervenzelle mit einem Axencylinderfortsatz c und mit Protoplasmafortsätzen *d*. Hund. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 12. Eine centrifugale Faser des Cerebrospinalsystems, deren Endverzweigungen pericellulare Geflechte bilden. Hund. Obj. 8ª Reichert's.

Fig. 13. Einzelne Zellen, welche zwischen den Fasern der Nervenstämmchen belegen sind. *a* Zellen-Fortsätze, von denen die *a'* bezeichneten anscheinend zu den Axencylinderfortsätzen gehören; *b* eine markhaltige Faser. Hund. Obj. 6 Reichert's.

Fig. 14. Die Zelle eines Grenzstrangganglions vom Hunde. *a* Axencylinderfortsatz; *b* Protoplasmafortsätze; *c* Gruppen vom Körnchen und die zwischen ihnen vertheilte Grundsubstanz. Zeiss Apochr. 4,0 mm, Apert. 0,95, Oc. 6.

Fig. 15. Gliazellen der sympathischen Ganglien. Hund. Obj. 6 Reichert's.

Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches[1].

Von

M. v. Lenhossék in Tübingen.

Hierzu Tafel XV und XVI.

Als ich vor einigen Monaten meine im vorigen Sommer begonnenen und mit dem Beginn des Wintersemesters einstweilen zurückgelegten Untersuchungen über die Protoplasmastruktur der Nervenzellen wieder aufnahm, wurde meine Aufmerksamkeit sehr bald durch gewisse Bauverhältnisse in den Nervenzellen der Spinalganglien des Frosches gefesselt, die unverkennbar auf die Anwesenheit von derartigen Bildungen in diesen Zellen hinwiesen, wie sie als Centrosom und Sphäre in manchen anderen Zellen in den letzten Jahren nachgewiesen worden sind. Die Wahrnehmungen, die mich zur Annahme solcher Zellbestandtheile hinleiteten, waren folgende: Zunächst fiel die konstant sehr stark excentrische Lage des Kerns auf. Noch mehr überraschte die Beobachtung, dass der Kern an seiner dem Haupttheil des Zellkörpers zugewandten Seite in zahlreichen Fällen eine kleine Abplattung oder eine napfartige Vertiefung erkennen liess, ein Verhalten, das bisher trotz genauer Untersuchungen über die fraglichen Zellen gänzlich übersehen worden war. Mir selbst war dieses Strukturdetail unbekannt geblieben, obgleich ich im Jahre 1885[2]) die Spinalganglien des Frosches einer genauen Untersuchung unterzogen hatte, wofür ich die damals von mir benützte Methode (Osmiumbehandlung) verantwortlich machen möchte. Musste diese Kerneinbuchtung angesichts der Aufklärungen, die wir über die Entstehungsweise der ganz analogen Erscheinung an den Leukocytenkernen M.

1) Die in vorliegender Abhandlung niedergelegten Befunde sind von dem Verfasser schon am 18. Juli l. J. in der Physik.-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg vorgetragen worden.

2) M. v. Lenhossék: Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXII, 1886, S. 370.

Heidenhain[1]) verdanken, im höchsten Grade verdächtig erscheinen für die Gegenwart eines sie mechanisch hervorbringenden dichteren kugelförmigen Zellenbezirkes, einer Sphäre, so sprach für die Anwesenheit einer die Architektur des Protoplasmas als regulatives Centralgebilde beherrschenden Zellbestandtheiles, eines Centrosoms, die an allen Zellen nachweisbare Einrichtung, dass die bei den Spinalganglienzellen des Frosches so besonders schön ausgesprochene koncentrische Anordnung des Protoplasmas als Mittelpunkt nicht den Zellkern umkreist, sondern einen anderen, dem Zellprotoplasma angehörenden, unweit von der Zellmitte gelegenen Punkt.

Diese bemerkenswerthen Einzelheiten traten mir zunächst an Präparaten entgegen, die nach einigen der gewöhnlichen Methoden fixirt und gefärbt waren. Vergeblich hatte ich an derartigen Präparaten meine volle Aufmerksamkeit auf den Mittelpunkt der konzentrischen Kreislinien gerichtet, auf die Stelle, wo das Centrosom zu erwarten war. Glaubte ich auch ab und zu Andeutungen eines solchen Gebildes oder Spuren der kreisförmigen Abgrenzung einer Sphäre wahrnehmen zu können, so gelang es zunächst doch in keiner Weise, über diese Dinge zur Sicherheit zu gelangen. Was lag nun aber näher, als eine Färbemethode heranzuziehen, die uns in so dankenswerther Weise in den Stand setzt, diese Gebilde, wo sie vorhanden sind, sichtbar zu machen, ich meine M. Heidenhain's Eisenhämatoxylin-Methode. Nicht sowohl in ihrer einfachen Anwendung, als vielmehr in Verbindung mit der Bordeaux-Verfärbung, einer Combination, die bekanntlich ebenfalls von M. Heidenhain ausgebildet wurde, hat sie mir vortreffliche Resultate geliefert, und wenn es mir nach einigen Bemühungen gelungen ist, die gesuchten Gebilde an meinem Objekte wirklich aufzufinden, so verdanke ich dies ausschliesslich der Anwendung dieses Verfahrens.

Wenn es gelingt, an so conservativen Elementen, wie es unsere Nervenzellen sind, Centrosom und Sphäre nachzuweisen, so ergibt sich von selbst die Bedeutung eines solchen Befundes

1) M. Heidenhain: Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894. S. 423 vergl. S. 491.

für die Entscheidung der Frage, ob das Centrosom ein dauerndes Zellgebilde sei, oder wie das von manchen Seiten angenommen wurde, ein vorübergehendes Organ der Zelle oder wenigstens ein vorübergehender Bestandtheil des Zellprotoplasmas in dem Sinne, dass es nach der Theilungsphase in den Bestand des Kerns aufgenommen wird. Man kann nun auf Grund der mitzutheilenden Beobachtungen in dieser Frage mit Bestimmtheit dahin ein Urtheil abgeben, dass sich das Centrosom auch in Zellen dauernd als morphologisch nachweisbares Gebilde erhalten kann und zwar als Bestandtheil des Protoplasmas und nicht des Kerns, die nicht nur von ihrer vorhergehenden Theilungsphase durch lange Zeiträume geschieden sind, sondern für die auch in Zukunft keine Theilung mehr in Aussicht steht. In diesem Nachweis erblicke ich den Schwerpunkt meines Befundes und ich glaube, dass man in dieser Beziehung meinen Beobachtungen höchstens die von Meves[1]) an die Seite stellen kann. Die sehr interessanten Wahrnehmungen dieses Forschers, die ebenfalls in dem Nachweis von Centrosom und Sphäre gipfeln, beziehen sich auf Zellen des Sesamknorpels in der Achillessehne des Frosches. Aus dem Mangel von Mitosen an diesen Zellen sowie aus dem Vorhandensein gewisser regressiver Veränderungen in ihnen glaubte Meves eine weitere mitotische Theilung dieser Elemente ausschliessen und sie als ein für allemal zur Ruhe gelangte Zellen hinstellen zu können. Indess bemerkt der Autor selbst in dem Sinne eines Vorbehaltes, dass hauptsächlich Winterfrösche zur Untersuchung benützt wurden und hierin könnte man ein Moment erblicken, wodurch die absolute Sicherheit jener Schlussfolgerung in Frage gestellt werden könnte, denn es ist nicht ausgeschlossen, dass durch die besseren Ernährungsbedingungen der warmen Jahreszeit in diesen Zellen ein neues Leben, eine neue Tendenz der Vermehrung angefacht wird.

Natürlich folgt aus meinen Wahrnehmungen durchaus nicht, dass das hier beschriebene Verhalten für alle Zellen gelte, dass das Centrosom sich auch in allen anderen Zellgattungen in derselben morphologisch scharf abgegrenzten Form, wie es bei

1) A. Meves, Ueber die Zellen des Sesambeines in der Achillessehne des Frosches (Rana temporaria) und über ihre Centralkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1895. S. 133.

unserem Objekte vorliegt, auch ausserhalb der Theilung erhalten müsse. Ja selbst für das enge Gebiet meines Objektes, für die Spinalganglienzellen des Frosches vermag ich die Gegenwart eines Centrosoms in solcher Form nicht als durchgehende Regel zu vertreten; denn möge es hier gleich hervorgehoben sein: Trotz aller Bemühungen ist es mir nicht gelungen, das kleine Gebilde in allen Zellen der Spinalganglien nachzuweisen, vielmehr fand ich es nur in Zellen von bestimmter Grösse vor, in diesen allerdings als konstante Erscheinung. Im Speciellen gehören die Zellen, auf die sich meine Wahrnehmungen beziehen, zu den kleineren, aber nicht allerkleinsten Elementen der Spinalganglien. Theilt man die Zellen nach ihrer Grösse in vier Kategorien, so nehmen sie etwa von unten die zweite Stelle ein.

Untersucht man ein Spinalganglion auf dem Längsschnitt, so fallen sofort die beträchtlichen Verschiedenheiten auf, die die Zellen in ihrer Grösse erkennen lassen. In meinem Aufsatze vom Jahre 1886 habe ich diesen Verhältnissen S. 387 schon ausführliche Beachtung geschenkt; dort findet sich auch der Nachweis, dass die Elemente verschiedener Grösse nicht unregelmässig durcheinander gewürfelt sind, sondern dass sie im Ganzen und Grossen eine typische Anordnung nicht verkennen lassen. Das Genauere hierüber ist in meiner Abhandlung nachzulesen.

Die kleineren Zellen unterscheiden sich nun von den grösseren nicht nur durch ihre geringeren Dimensionen, sondern in sehr auffallender Weise auch durch ihr besonderes färberisches Verhalten. Im Allgemeinen kann man sagen, je kleiner eine Zelle ist, desto intensiver verbindet sie sich mit den meisten Farbstoffen, namentlich mit denjenigen, die das Protoplasma färben. Die Erscheinung ist hier nicht in der Gegenwart von besonderen Körnerbildungen oder drgl. begründet, obgleich die kleinen Elemente in ihren Randschichten relativ gröbere Plasmaschollen beherbergen als die grossen, sondern hängt, wie ich mich diesmal mit Bestimmtheit überzeugt habe, in erster Reihe mit einer dichteren Beschaffenheit der Grundsubstanz des Protoplasmas zusammen. Wir stehen hier der Erscheinung der Chromophilie gegenüber, auf die Flesch und mehrere unter seiner Leitung arbeitende Damen Ende der 80er Jahre die allgemeine Aufmerksamkeit gelenkt haben. Merkwürdiger Weise

finde ich in diesen Aufsätzen die Thatsache nirgends mit gehörigem Nachdruck betont, dass es gerade die kleineren Zellen sind, die die Erscheinung der Chromophilie darbieten. Flesch hatte bekanntlich die verschiedene färberische Reaction der Nervenzellen mit einer verschiedenen functionellen Bedeutung in Zusammenhang gebracht. Ich könnte mich dieser Ansicht ebenso wenig anschliessen, wie derjenigen von Nissl[1]), dass es sich hier lediglich um das Ergebniss der Einwirkung der Reagentien handle, möchte vielmehr in der Erscheinung der Chromophilie bloss ein morphologisches Merkmal der kleineren Zellen erblicken, eine Eigenschaft, die mit deren Kleinheit irgendwie zusammenhängt.

Es wird wohl nicht überflüssig sein zu betonen, dass auch die kleineren, ja selbst die allerkleinsten Zellen nicht etwa als funktionslose, rudimentäre Bildungen aufzufassen sind, sondern als Elemente, die ebenso wie die grösseren in funktioneller Weise in den nervösen Mechanismus eingeschaltet sind; finden wir sie doch ebenso wie diese mit einem Fortsatze ausgestattet, der sich in der bekannten typischen Weise unter Bildung einer *T*-förmigen Figur in einen nach dem Rückenmark ziehenden centralen und einen nach den sensiblen Endbezirken hinstrebenden peripherischen Fortsatz theilt. Noch weniger wäre es begründet, in ihnen jugendliche, noch in der Entwicklung begriffene Elemente zu erblicken. Die Fähigkeit der Theilung kommt den Spinalganglienzellen nach allem, was wir wissen, nur in jener frühen embryonalen Periode zu, der ihre erste Entwicklung angehört, und in diesem Sinne darf man alle Zellen, die kleinen wie die grossen als gleich alt bezeichnen. Es handelt sich also hier nicht um Zellen, die sich noch weiter theilen, oder sonst entwickeln sollen — trifft man doch diese kleinen Elemente auch in den Spinalganglien der grössten, also vermuthlich ältesten Froschexemplaren an — sondern um Zellen, die ein für allemal klein geblieben sind. Die einzige Anwendungsweise des Epithetons „jugendlich“ für diese Zellen, die immerhin in Betracht kommen könnte, wäre die, dass hier Exemplare vorliegen, die neben ihrer Kleinheit mehr als

1) Fr. Nissl: Ueber die Nomenklatur in der Nervenzellen-Anatomie und ihre nächsten Ziele. Neurol. Centralbl. 1895. S.-A. S. 13.

die grösseren Zellen noch gewisse jugendliche Merkmale für ihr ganzes Leben beibehalten haben.

Indem ich zur Beschreibung meiner Befunde übergehe, möchte ich zunächst anknüpfen an die Bilder, die man mit einigen der gangbaren Färbungs- und Färbemethoden z. B. mit der Färbung mit Thionin oder Magentarot nach Fixirung in Flemming'scher Lösung von den hier in Rede stehenden Zellen erhält (Fig. 1—3). Alle Zellen weisen, mögen sie von welcher Grösse immer sein, eine längliche Form auf. Der kernhaltige Pol ist in der Regel abgerundet, manchmal gleichsam eine kugelförmige Ausbuchtung der in ihrem übrigen Theile plumperen Zelle bildend, der andere dagegen endigt wie abgeschnitten mit einer tellerförmig ausgehöhlten Fläche, in deren Aushöhlung sich mehrere bindegewebige, der Zellkapsel angehörige Zellen hineinbetten. Ich kann die Beschreibung, die ich von diesen Verhältnissen im Jahre 1886 gegeben habe, vollauf bestätigen, ebenso wie auch meine Angaben über die Ursprungsweise des Fortsatzes. Dieser entspringt nicht wie bei Säugern von der Mitte des Zellenpols unter birnförmiger Verjüngung der Zelle, sondern seitlich am Rande jener Vertiefung oder sogar noch höher von einem weiter gegen den Kern hin gelegenen Punkte der Langseite der Zelle. Er ist gleich von Anfang an relativ dünn. Sein Ursprung erfolgt mit einem kleinen Kegel, der homogen oder leicht gekörnt erscheint, während er selbst, wie ich mich diesmal überzeugt habe, eine feine fibrilläre Längsstreifung zeigt.

In Bezug auf die Form des Kerns ist auf das eingangs Mitgetheilte zu verweisen. Er ist bei kleinen Zellen relativ grösser als bei den umfangreicheren und füllt hier den Zellenpol, in dem er liegt, fast vollkommen aus. Mit dem Wachsthum der Zelle hält die Vergrösserung des Kerns nicht Schritt und so sehen wir ihn bei den grösseren Elementen mehr und mehr von einer breiteren Protoplasmalage umfasst. Die Verhältnisse der inneren Kernstructur können wir hier bei Seite lassen, nur auf das charakteristische grosse kugelförmige, bei den kleineren Zellen manchmal doppelte Kernkörperchen sei hingewiesen. Es liegt im Kern zumeist central und weist in seinem Innern bei gewissen Färbungsmethoden noch eine weitere Differenzirung auf.

Wenn wir nun unsere Aufmerksamkeit dem Hauptheil des Zellprotoplasmas zuwenden, so fällt sofort die Trennung des Zellkörpers in zwei distinkte Zonen auf, in eine äussere ektoplasmatische und eine innere endoplasmatische. Diese Scheidung ist bei sämmtlichen Zellen, den kleinen wie den grösseren und grössten, gleich stark ausgesprochen. Die Aussenschichte zeichnet sich durch die helle Beschaffenheit ihrer Grundsubstanz aus, noch mehr aber durch die Gegenwart sehr grober, zu länglichen Zügen angeordneter Plasmaschollen, wie sie in solcher Derbheit in den entsprechenden Zellen der Säugethiere nicht vorhanden sind, wohl aber in gewissen Zellen des Centralnervensystems und die sich namentlich mit gewissen basischen Anilinfarbstoffen, vor allem mit Thionin (Lenhossék), Toluidinblau (Mann), Magentaroth und Methylenblau (Nissl), aber auch mit M. Heidenhain's einfachem Hämatoxylin-Verfahren sehr intensiv färben. Es handelt sich hier um dieselben charakteristischen, im Nervensystem so weit verbreiteten, aber in den einzelnen Nervenzellengattungen sehr verschieden angeordneten Einlagerungen, die, seit längerer Zeit bekannt, in den letzten Jahren besonders durch die Arbeiten Nissl's in den Vordergrund des Interesses gerückt worden sind. Die Form dieser Schollen ist eine sehr unregelmässige; besonders längliche, ja manchmal ringförmig im Umkreis der Zelle zusammenhängende Züge bilden sie bei den kleineren Zellen (Fig. 3); bei den grösseren (Fig. 1 und 2) zerfallen sie mit Vorliebe in kleinere Theilstücke. Sie sind stets parallel mit der Oberfläche angeordnet. Während sie bei den ganz kleinen und mittleren Zellen in der Regel nur eine einfache Lage bilden, ordnen sie sich bei den grösseren öfters zu 2—3 Schichten übereinander. Die koncentrische Schichtung des Ektoplasmas ist aber durchaus nicht ausschliesslich ja auch nicht in erster Reihe durch die tangentiale Anordnung dieser Schollen bedingt. Das Hauptmoment hierfür liegt vielmehr in den analogen Bauverhältnissen der Grundsubstanz des Protoplasmas, sei es dass wirkliche Fibrillen darin zur Differenzirung gelangen, die die Zelle koncentrisch umkreisen, sei es, was ich nach meinen Beobachtungen für wahrscheinlicher halten muss, dass es sich bloss um koncentrisch verlaufende Verdichtungen in der wabenartigen Struktur des Protoplasmas handelt.

Die koncentrischen Kreislinien der Aussenzone laufen hauptsächlich in äquatorialer (cirkulärer) Richtung um das Innere der Zelle herum, weniger in der Richtung des Längsdurchmessers. Hieraus erklärt sich, weshalb die koncentrische Schichtung des Ektoplasmas an Querschnitten der Zellen immer viel ausgesprochener und regelmässiger zum Ausdruck gelangt, als an Längsschnitten. Die unmittelbare Umgebung des Kerns und ebenso auch die äusserste Schichte des Zellkörpers bleiben sehr oft von allen körnigen Einlagerungen frei.

Ein wesentlich anderes Bild bietet das Endoplasma dar. Die bedeutend dunklere Färbung dieses Gebietes hängt wohl hauptsächlich mit ihrer viel dichteren Körnelung zusammen. Die Körner sind hier von ganz anderer Beschaffenheit als die groben Plasmaschollen der äusseren Schichte; hier haben wir es mit ganz kleinen Bildungen zu thun, die den Namen von Granula schon eher verdienen und die sich dadurch mehr an die Körner, die man in den entsprechenden Zellen der Säugethiere findet, anschliessen. Auch sind sie nicht von länglicher, sondern theils von mehr oder weniger runder, theils von sternförmiger und eckiger Gestalt. Nur nach aussen gegen das Ektoplasma hin nehmen sie eine etwas längliche Form an. Auch ist ihre Färbbarkeit eine geringere als die der äusseren Schollen. Gegen den Mittelpunkt der Innenzone zu sieht man sie etwas dichter beisammenstehen: die einzige Besonderheit, die die Gegend der Zellmitte an den in Rede stehenden Präparaten erkennen lässt.

Eine zweite Stelle, wo die Körner eine besonders gedrängte Lagerung aufweisen, ist die Einbuchtung des Kerns. Auch sind sie hier oft von länglicher Gestalt und relativ etwas gröber, daher sich diese Stelle an den meisten Zellen, namentlich an den grösseren schon bei der Anwendung schwacher Linsen als dunkler Fleck hervorhebt. Sehr oft zieht sich die dichtere Körnelung von dieser Stelle her streifenförmig durch den Mittelpunkt der Innenzone gegen den dem Kern entgegengesetzten Pol hin. Auch die Körner des Endoplasmas lassen eine koncentrische Anordnung nicht verkennen, doch kommt sie nur an Querschnitten recht eigentlich zur Ansicht. Der Mittelpunkt der Kreislinien wird hierbei von der Mitte des Endoplasmas gebildet. An den Querschnitten der Zellen schliesst sich diese innere koncentrische Zeichnung direkt an die der Aussenschicht an, wobei oft ganz

reguläre in sich zurückkehrende, an die Havers'schen Lamellen des Knochens erinnernde Kreislinien vorliegen, die eine sehr zierliche regelmässige Zeichnung des Querschnittes bedingen.

Wenden wir uns nun zu den Bildern, die man mit der Heidenhain'schen Bordeaux-Hämatoxylin-Eisenlack-Färbung erhält. Die mitzutheilenden Wahrnehmungen beziehen sich, wie schon betont, hauptsächlich auf die Zellen, deren Längsdurchmesser zwischen 30 und 45 μ schwankt. Es sind das, wie schon erwähnt, nicht die allerkleinsten Zellen der Spinalganglien, aber sie gehören doch zur kleineren Zellgattung. Zu betonen ist, dass sie noch in die Kategorie derjenigen Zellen gehören, die die Erscheinung der Chromophilie darbieten. Es verdient dies deshalb mit Nachdruck hervorgehoben zu werden, weil es nicht unmöglich ist, dass die Gegenwart von Centrosom und Sphäre in ihnen, oder wenigstens die Möglichkeit, diese Dinge auf färberischem Wege zur Ansicht zu bringen, mit derjenigen Eigenschaft ihres Protoplasmas, die sich an Färbepräparaten in Form der Chromophilie ausprägt, in Zusammenhang steht. Auch an den noch kleineren Zellen (30—40 μ) gelingt es, die Gebilde, auf die es hier ankommt, nachzuweisen, aber nie so schön, wie an denen von der angegebenen Grösse. Dagegen müssen die grössten Zellen — die Spinalganglienzellen können beim Frosche einen Längsdurchmesser von 80—90 μ erreichen — aus der Beschreibung vollkommen ausgeschlossen werden.

Fasst man nun an den nach der genannten Methode hergestellten Präparaten die Zellen von 30—45 μ ins Auge (Fig. 4—15), so erkennt man, dass die merkwürdig elektive Wirkungsweise des Farbstoffes auch hier in hervorragender Weise zur Geltung kam. Innen- und Aussenzone verhalten sich in ihrem färberischen Verhalten ausserordentlich verschieden. Das Ektoplasma büsst bei der Extraktion sehr rasch sein Hämatoxylin vollkommen ein; es erscheint in der zarten röthlichen Färbung, die ihm das Bordeaux verliehen hat, diffus gefärbt, in der Regel ohne deutlicheres Hervortreten der Plasmaschollen. Ein anderes Verhalten trägt die Innenzone zur Schau. Ist das regressive Verfahren nicht zu weit geführt, so tritt uns hier eine Menge mit Hämatoxylin intensiv gefärbter Körnchen entgegen, aber nicht in der ganzen Ausdehnung des Endoplasmagebietes, sondern in einem etwas kleineren, regelmässig kreis-

förmig begrenzten Bezirk. An passenden Präparaten hebt sich in der Zelle dieses mit Hämatoxylinkörnern dicht beladene Feld als eine grosse körnige Kugel hervor, die sich mit einem Stückchen ihrer Peripherie in die Einbuchtung des Kerns genau hineinlegt und man bekommt gleich auf den ersten Blick den Eindruck, dass es sich in jener Kerndelle um das Ergebniss einer mechanischen Kompression von Seiten dieses offenbar dichter gebauten Protoplasmabezirkes handelt. An vielen Präparaten und Zellen ist die Abgrenzung der Körnerzone von der Umgebung freilich keine scharfe (vergl. z. B. Fig. 6 und 7), was ohne Frage darauf zurückzuführen ist, dass die peripherischen Körner bei der etwas zu stark vorgenommenen Extraktion ihren Farbstoff früher abgegeben haben, als die centraleren und noch dabei in ungleichmässig verschwommener Weise, so dass sich die Körnelung der Innenzone nach aussen hin gleichsam zu verlieren scheint. Nach solchen Bildern, die, wie ich zugeben muss, gar nicht selten sind, könnte man an der Berechtigung, das körnige Feld des Innenplasmas als besonderes Protoplasmagebilde, gleichsam als einen selbständigen Körper in der Zelle aufzufassen, Zweifel hegen, indess stehen solchen Bildern andere gegenüber (Fig. 13 und 14), wo dank der rechtzeitigen Unterbrechung des regressiven Verfahrens die körnige Protoplasmakugel wirklich als wohlabgegrenztes Gebilde zum Vorschein kommt und ich bin der Meinung, dass wir uns gerade an solche Bilder, als an die ausschlaggebenden zu halten haben. Die Grenzlinie ist freilich nie durch etwas anderes gebildet, als durch das einfache Aufhören der kleinen Körnchen und vielleicht noch durch den Uebergang einer dunkler gefärbten dichteren Grundsubstanz in eine etwas hellere. Niemals lässt sich als Grenzlinie etwa eine Schichte besonders grober Mikrosomen, noch weniger aber etwas wie eine Membran nachweisen.

Sind nun die in Rede stehenden Körnchen identisch mit den massenhaften Körnern, aus denen an sonstigen Färbungen das Endoplasma zusammengesetzt scheint? Meine Beobachtungen führen mich dazu, diese Frage entschieden mit Nein zu beantworten. Es scheinen mir hier zwei wesentlich verschiedene Mikrosomengattungen vorzuliegen. Für diese Behauptung kann ich folgende Anhaltspunkte geltend machen. Die Körner, die man an Thionin- und anderen derartigen Präpa-

raten in dem Endoplasma sieht, sind relativ gröbere und, was besonders bemerkenswerth ist, zumeist unregelmässig geformte Gebilde, bei den mit der Heidenhain'schen Methode zur Darstellung gelangenden Mikrosomen dagegen haben wir es mit viel kleineren und regelmässig tröpfchen- oder kugelartigen Körperchen zu thun. Sodann breiten sich die ersteren über den ganzen Umfang des Endoplasmas aus, während sich die letzteren auf das beschriebene kugelförmige Gebiet beschränken.

Der wichtigste Unterschied ergiebt sich aber, wenn man das Verhalten der beiden Körnergattungen in der Mitte des Endoplasmas in Betracht zieht. Wir gelangen hiermit zu dem wichtigsten Theile unserer Untersuchungen, zu dem Nachweis der Gebilde, die im Titel dieser Arbeit angekündigt sind. Ich will zunächst aber noch erwähnen, dass ich mich durch genaue Untersuchung der in Rede stehenden Zellen in frischem Zustande auf das sicherste überzeugt habe, dass weder die erste noch die zweite Körnergattung mit den in diesen Zellen in ziemlich grosser Menge vorhandenen Pigmentkörnchen identisch ist. Diese gelblichen Pigmentgebilde zeigen eine ganz andere Anordnung als die hier in Rede stehenden Mikrosomen, sie sind bei kleinen Zellen in der Regel unregelmässig über den ganzen Umfang der Zelle ausgestreut aber in recht sporadischer Anordnung, während sie sich bei den grösseren an dem dem Kerne gegenüber liegenden Zellenende zu einem stärkeren Haufen konzentriren. Sie scheinen sich weder bei den gewöhnlichen Färbungen noch aber bei Heidenhain'schen der Methode zu färben.

Verfolgt man nun die Körner der zweiten Gattung an den Heidenhain'schen Bildern von der Peripherie des kugelförmigen Protoplasmaabschnittes nach dessen Centrum hin, so findet man zunächst, dass sie je mehr nach innen, desto mehr an Dichtigkeit zunehmen. Dies stimmt überein mit den Thioninbildern. Aber während bei diesen die Körnelung auch die centrale Stelle, auch das eigentliche Centrum des Zellkörpers überschwemmt, tritt uns an den Bordeaux-Hämatoxylinbildern ein anderes Verhalten entgegen. Schon in einiger Entfernung vom Centrum hört die Körnelung mittels einer kreisförmigen Linie auf. In der Mitte des Protoplasmas taucht nun,

eingebettet in das granulirte Plasma, ein relativ kleines, helles, wohlkontourirtes, kugelförmiges Gebilde auf, das sich durch seine ganz homogene Beschaffenheit und durch seine besondere Färbung von der Umgebung äusserst plastisch abhebt. Es zeigt eine geradezu metachromatische Färbung, indem es nicht die reine Bordeauxtinktion annimmt, sondern eine Bordeauxtinktion mit der Beimischung eines leicht bläulichen, offenbar vom Hämatoxylin herrührenden Tones. Das deutliche Hervortretendes Gebildes wird dadurch sehr gefördert, dass es innerhalb desvon den Körnern ausgesparten Raumes noch seine eigene scharfe Grenzlinie besitzt und von den Körnern wenigstens sehr oft durch einen schmalen weissen Hof geschieden ist. Der Gegenwart dieses hellen Saumes ist es zu verdanken, dass die Grenzlinie des Gebildes recht genau untersucht werden kann. Sie zeigt sich in allen Zellen, wo sie in verlässlicher Weise zur Ansicht kommt, ganz regelmässig, ohne Höcker oder drgl. Die Anwendung der stärksten Vergrösserungen lässt keinen Zweifel darüber, dass die Linie keineswegs durch perlschnurartig aneinander gereihte Mikrosomen gebildet wird. Ihre scharfe Ausprägung lässt sie manchmal als feine Membran erscheinen, aber in der Mehrzahl der Fälle bekommt man mehr den Eindruck, dass es sich bloss um eine Grenzmarke handelt, die durch das Aneinandergrenzen zweier substantiell verschiedener Protoplasmatheile zu Stande kommt. Der Umstand, dass an anderen Präparaten die Körnelung der Innenzone auch deren centralsten Theil durchsetzt, muss mit zwingender Nothwendigkeit zur Annahme führen, dass die sich dabei färbende Art von Körnern an der Grenze der kleinen bei der Heidenhain'schen Methode hell bleibenden Scheibe nicht Halt macht, sondern auch dieses Gebiet durchdringt und hierin liegt der oben in Aussicht gestellte, ausschlaggebendste Beweis für die Verschiedenartigkeit der beiden Körnergattungen.

Was die Form des Scheibchens betrifft, so bietet es typisch die Gestalt eines regelmässigen Kreises dar, mag die Zelle, der es angehört, noch so extrem verlängert sein. Da es auch an Querschnitten der Zellen in derselben regulären Kreisform erscheint, so ist klar, dass hier ein regelmässig kugel-

förmiges Gebilde vorliegt. Zwar kommen ab und zu auch längliche Formen vor, allein ich könnte mich nicht entschliessen, in ihnen etwas anderes als Verzerrungsfiguren, Kunstprodukte zu erblicken. Würde man einer derartigen Form des Scheibchens gerade nur bei exquisit langausgezogenen Zellen begegnen, und hier vielleicht als der einzig bestehenden oder wenigstens vorherrschenden Form, so dürfte man sich gegen die Anerkennung dieser Scheibchenform als einer praeformirten um so weniger sträuben, als ja in diesem Falle eine mechanische Begründung für deren Entstehung handgreiflich vorläge. Nun fand ich aber die meisten von den derartig geformten Centralscheibchen, die mir vorgekommen sind, gerade in recht plumpen Zellen (vergl. z. B. Fig. 9) und dadurch charakterisirt sich diese Form im Zusammenhalt mit ihrer relativen Seltenheit als Kunsterzeugniss.

Noch weniger könnte ich eine andere als eine solche Bedeutung beilegen den gar nicht so selten vorkommenden unregelmässig eckigen mannigfach verzerrten Formen des Centralgebildes. Hier wird es wohl keiner längeren Beweisführung bedürfen, um diese Auffassung zu begründen.

Die Grösse der Centralscheibe schwankt in relativ geringen Grenzen; sie beträgt 4—6 μ. Das Scheibchen erreicht also kaum die Grösse eines menschlichen rothen Blutkörperchens. Ein gesetzmässiges Verhältniss zwischen dem Umfang der Scheibe und den Dimensionen der Zelle liess sich nicht nachweisen.

Ich komme nun zu dem letzten Theile meiner Befunde. Genau im Centrum der homogenen Scheibe bemerkt man in allen Zellen, wo die in Rede stehenden Dinge überhaupt zur Darstellung gelangen, noch ein weiteres Gebilde: einen kleinen aus Körnern zusammengesetzten Körper, im Ganzen von 1—2 μ Durchmesser, der sich mit dem Haematoxylin der Heidenhain'schen Färbung in äusserst intensiver Weise, nicht weniger lebhaft als das Kernkörpchen, verbindet. Es handelt sich in der Mehrzahl der Fälle um ein rundes, aber durch seine unregelmässige Begrenzung sehr oft maulbeerförmig erscheinendes Gebilde. Sieht man genau zu, so erkennt man, dass das Gebilde keinen strukturlosen ganz einheitlichen Körper bildet, sondern ein Multiplum von unmessbar feinen Pünktchen, die in eine schwächer gefärbte Verbindungs-

masse eingebettet zu sein scheinen. In Betreff der Zahl dieser feinen mikrokokkenartigen Körnchen, die übrigens von verschiedener Stärke sein können, und die die eigentlichen Träger der Schwarzfärbung des ganzen Gebildes sind, vermag ich nur soviel anzugeben, dass sie jedenfalls mehr als ein Dutzend beträgt. Das Häufchen präsentirt sich aber nicht immer in der beschriebenen regelmässigen Gestalt. Es kann eine unregelmässige zackige oder längliche Form aufweisen. Nicht selten sieht man einzelne Körnchen oder Körnchengruppen sich aus dem Bestand des Körperchens lostrennen, ja in manchen Fällen findet man statt eines Häufchens zwei oder drei getrennt nebeneinanderliegen. Möchte ich mich auch eines ganz bestimmten Urtheils darüber enthalten, inwieweit bei einer solchen Anordnung der Körnchen präformirte Verhältnisse vorliegen oder inwieweit es sich um Erscheinungen handelt, für die die Misshandlungen bei der Präparation verantwortlich zu machen sind, so muss ich doch sagen, dass mir letzteres immerhin viel wahrscheinlicher scheint. Das Hauptgewicht möchte ich darauf legen, dass ich diese centralen Körnchen in geeigneten Präparaten nie vermisst habe.

Zeichnet sich das Gebilde in Bezug auf die Stärke der Färbung durch eine Affinität dem Hämatoxylin gegenüber aus, die derjenigen des Kernkörperchens nicht nachsteht, so steht es, was das Festhalten des Farbstoffes betrifft, entschieden hinter diesem zurück, namentlich bei kleineren Zellen, und dies erklärt uns nebst dem Fehlen der Körner der zweiten Gattung im Endoplasma, warum die allerkleinsten Elemente keine günstigen Specimina zur Untersuchung der fraglichen Verhältnisse bilden. Der Farbstoff wird aus dem Gebilde bei der Extraktion nicht auf einmal spurlos entzogen, sondern es tritt uns als Zwischenstadium ein Zustand der schwachen diffusen Färbung entgegen (Fig. 4, 7, 11, 15), bei dem das kleine Gebilde sich als einheitlicher Körper ohne Spur jener körnigen Einschlüsse präsentirt.

Wie ist es nun um die grossen Zellen an den Heidenhain'schen Präparaten bestellt? Vergeblich wird man an solchen die centrale Scheibe und ihren körnigen Inhaltskörper suchen. Nichts von alledem lässt sich wahrnehmen. Auch die bei den mittelgrossen Zellen so auffallende grosse körnige Kugel

des Endoplasmas wird vermisst. Dennoch scheint aber die Substanz, die bei den mittleren Zellen in Form der zahlreichen feinen Körnchen das deutliche Hervortreten dieser Kugel bedingt, auch bei den grössten Zellen, wenigstens bei der Mehrzahl davon nicht ganz zu fehlen. (S. Fig. 16 und 17.) Denn auch im Zellkörper der umfangreichsten Elemente gewahrt man tröpfchenartige Bildungen, die sich bei der Heidenhain'schen Methode durch ihre intensive Schwarzfärbung auszeichnen, nur sind sie etwas grösser als die Granula der Innenzone bei der kleineren Zellgattung und erscheinen nun nicht wie bei dieser auf einen kreisförmigen Bezirk des inneren Protoplasmagebietes beschränkt, sondern breiten sich in unregelmässiger Vertheilung und weit auseinanderstehend fast über den ganzen Umfang des Zellkörpers ohne jede Spur einer regelmässigen Anordnung aus. Auch der den Kern bedeckende polare Protoplasmatheil weist nun stets eine Anzahl solcher Körnchen auf. In manchen Fällen lässt sich noch als letzte Spur der früheren Anordnung eine unbedeutende Verdichtung der Lagerung der Körnchen in der Gegend der Zellmitte erkennen, zumeist aber fehlt auch dieses Merkmal, und wir stehen nun einer vollkommenen Auflösung der bei kleinen Zellen vorhandenen so typischen Bauverhältnisse gegenüber.

Ich habe mich bisher auf die einfache deskriptive Darstellung meiner Befunde beschränkt und mich jeder Erklärung, jeder Namengebung geflissentlich enthalten. Ich gelange zum schwierigeren Theil meiner Aufgabe, indem ich daran gehe, die geschilderten Bildungen terminologisch zu kennzeichnen und mit den Befunden Anderer in Zusammenhang zu bringen. Dass es sich um Centrosom und Sphäre handelt, liegt auf der Hand. Die Schwierigkeit liegt angesichts der in der Literatur über diese Dinge herrschenden Controversen in der Frage, was wir hier als Centrosom, was wir als Sphäre bezeichnen sollen?

Das centrale Körnchenhäuflein ist ohne Frage identisch mit dem Centralkörperchen Van Beneden's[1]). Schon etwas

1) Van Beneden et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride megalocephale. Bulletins de l'Académie royale de Belgique, t. XIV, 1887.

schwieriger ist der Vergleich mit den Darstellungen Boveri's[1]), aber ich bin schliesslich zur Ueberzeugung gekommen, dass sich unser Körnerhaufen doch mit dem deckt, was Boveri — wenigstens in gewissen Stadien der Befruchtung des Ascariseies — als Centrosoma bezeichnet hat. Dagegen stimmt es nicht überein mit dem, was für Flemming[2]) und M. Heidenhain[3]) ein Centralkörper ist, sondern entspricht dem Mikrocentrum des letzteren Autors.

Von diesen Namen möchte ich das Wort Centrosoma bevorzugen, weil es richtig gebildet, als Terminus technicus vortrefflich geeignet und, wie mir scheint, auch am meisten eingebürgert ist.

Ein ähnliches, in seinem Innern eine grössere Zahl von Körnchen einschliessendes Centrosom ist uns nun durchaus keine neue Erscheinung. Tritt uns doch gleich bei der ersten Beschreibung dieses Gebildes, bei derjenigen bei Van Beneden, ein derartiges Centrosom entgegen, und auch seitdem sind mehrere Zellgattungen bekannt geworden, bei denen ein ähnlich gebautes Centrosom vorliegt. Ja ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass die Anwendung der meiner Ueberzeugung nach für eine verlässliche Darstellung dieser Dinge vor allen anderen Methoden geeigneten Heidenhain'schen Färbung auch bei den Zellen, wo das Centrosom bisher als einheitlicher, strukturloser grosser Klumpen gesehen wurde, noch eine derartige innere Constitution dieses Gebildes enthüllen wird.

Heidenhain's[4]) Verdienst ist es zuerst ausführlich dargelegt zu haben, dass in den Bau des Centrosoms ausser den Körnchen noch ein zweiter Bestandtheil eingeht: eine schwach färbbare Zwischenmasse, die die Körnchen mit einander verbindet. Ich vermag die Beobachtungen Heidenhain's für mein Objekt voll-

1) Th. Boveri, Zellenstudien. Heft 2. Jena 1888.

2) W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II. Theil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.

3) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894.

4) Heidenhain selbst bezeichnet als seine Vorgänger in dieser Hinsicht Flemming, Prenant und Nicolas.

auf zu bestätigen und möchte auf diese Zwischensubstanz besonderes Gewicht legen. Denn in ihrer Gegenwart erblicke ich dasjenige, wodurch das ganze Gebilde, mag es in seinem Innern noch so viele Körnchen beherbergen, doch immer in seiner Eigenschaft als einheitlicher Körper gewährleistet ist.

Ist aber dem Gebilde der Charakter einer morphologischen Einheit gesichert, so scheint mir keine Veranlassung vorzuliegen, den ihm von den Entdeckern desselben als eines dauernden Zellbestandtheiles beigelegten Namen Centralkörperchen, oder was auf's Gleiche hinausgeht, Centrosoma durch einen anderen zu ersetzen. Dass das Ding sich nicht immer in jener regelmässig abgerundeten Form darstellt, wie an dem Objekt, wo es zuerst beschrieben wurde, kann wohl keinen Einwand gegen das Festhalten an dieser Bezeichnung bilden. Ein Centrosom braucht ja nicht unbedingt kugelrund zu sein. Man kann diesen Namen meiner Ansicht nach beibehalten, mag das Gebilde von noch so unregelmässiger Gestalt sein, vorausgesetzt, dass ein substantieller Zusammenhang all seiner Theile unter sich vorhanden ist. Somit könnte ich mich bei voller Anerkennung der Tragweite der Untersuchungen Flemming's und M. Heidenhain's der von diesen Forschern eingeführten Terminologie nicht anschliessen, bei der nicht das Van Beneden-Boveri'sche Centrosom, sondern die darein eingebetteten Körnchen als Centralkörper benannt werden. Verhielte sich die Sache durchgehends so, wie bei den Leucocyten, wo nach Heidenhain's Entdeckung immer nur 2, 3 oder höchstens 4 Körnchen vorhanden sind, so wäre ein solches Vorgehen vielleicht motivirt. Nun wissen wir aber, dass diese Körnchen in mancher Zellgattung in sehr grosser Zahl vorkommen, dass sie bei den verschiedenen Zellexemplaren derselben Gattung an Zahl und, wie ich finde, auch an Grösse variabel sind, ferner wissen wir, dass mehrere davon an den Polen der achromatischen Spindel stehen können. Somit scheint mir die eigentlich wirksame Einheit nicht in dem Einzelkorn, sondern in der Gesammtheit der Körnchen gegeben zu sein, einschliesslich der sie mit einander verbindenden Masse. Ich

meine mit Boveri[1]), dass man diesen minimalen Bildungen zu viel Ehre anthut, wenn man sie einzeln für sich als Centralkörper bezeichnet, und möchte entschieden für den für diese Gebilde ja schon in Anwendung stehenden Ausdruck Centralkörner plaidiren. Sollte ein Fall bekannt werden, wo diese Bildungen bei Ermangelung jener Zwischensubstanz nicht zu einer Einheit zusammengefasst sind, oder ein anderer bestimmt konstatirter Fall, wo sie auch im Ruhezustande der Zelle mehrere Gruppen bilden, so könnte man ja ohne Schwierigkeit die Verhältnisse durch die Bemerkung kennzeichnen, dass ein wohlabgegrenztes Centrosom nicht vorhanden ist, sondern an dessen Stelle zerstreut liegende Centralkörner resp. 2 oder 3 Mikrocentren.

Einer viel grösseren Schwierigkeit begegnen wir, wenn wir uns zur Deutung des zweiten hier in Betracht kommenden Gebildes, jener hellen, wohlabgegrenzten Zone um das Centrosom herum, wenden. Würden wir dem in der letzten Zeit fast allgemein eingebürgerten Brauch folgen, so hätten wir diese helle homogene Scheibe ohne weiteres als Sphäre zu bezeichnen. Denn ohne Frage haben wir es mit demselben Gebilde zu thun, das in so zahlreichen neuen Publikationen mit diesem Namen bedacht wird. Immer handelt es sich um ein kleines, den Centralkörper umfassendes, kugelförmiges Gebilde, das fast immer eine homogene strukturlose Beschaffenheit aufweist und sich durch seine dunkle Färbung gegen seine Umgebung mehr oder weniger scharf absetzt. Besonders schön scheint die strukturelle Eigenart des Gebildes mit jenem Verfahren zur Ansicht zu gelangen, das Rawitz[2]) unlängst bekannt gegeben hat, wenigstens nach den Abbildungen dieses Forschers geurtheilt. Aber ich kann gewisse Bedenken gegen diese Anwendung des Namens Sphäre nicht unterdrücken. Sie gründen sich erstens auf die Thatsache, dass dasjenige, was hier als

---

1) Th. Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies etc. Verhandlungen d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. XXIX. 1995. S. 1.

2) B. Rawitz, Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895. S. 555.

Sphäre benannt wird, durchaus nicht dem entspricht, was Van Beneden unter dem Namen Sphère attractive in die Literatur eingeführt hat. Betrachten wir die Bilder, die der belgische Forscher von den Ascariseiern gibt, so gelingt es, glaube ich, die von uns an unserem Objekt beschriebenen drei Bestandtheile aufzufinden: eine grosse körnige Protoplasmakugel, in deren Mitte eine kreisförmig abgegrenzte helle Stelle und in deren Centrum wieder das kleine runde, aus einem Körnchenhaufen bestehende Centrosom. Ausser dem Centrosom bezeichnet nun Van Beneden alles Uebrige als Attraktionssphäre und unterscheidet daran zwei Zonen: eine helle Markzone und eine stark körnige, sich als grosse Kugel darstellende Rindenzone. Unsere Centralscheibe, also die Sphäre der neueren Autoren entspricht demnach nicht der ganzen Attraktionssphäre Van Beneden's, sondern nur deren Markschicht.

Das zweite Moment, was mich daran hindert, den Namen Sphäre unbedenklich, ohne wenigstens meine Randglossen dazu zu machen, auf das centrale helle Feld anzuwenden, besteht darin, dass bei dieser Vergebung des Namens ohne Zusatz oder nähere Bezeichnung, für den von mir an meinem Objekt gefundenen grossen granulären Protoplasmakörper, also für die Corticalschicht der Van Beneden'schen Sphère attractive, kein Name übrig bliebe. Ich glaube aber, dass wir wirklich Veranlassung haben, dieses Gebiet des Protoplasmas als etwas selbständiges aufzufassen. Dokumentirt es doch diesen seinen Charakter durch die mechanische Wirkung, die es auf den Kern in Form jener kleinen Bucht ausübt. Bekanntlich hat Heidenhain nachgewiesen, dass diese Kerndelle an seinem Objekt, den Leukocyten des Salamanders und des Kaninchens immer durch das Andrängen der Sphäre an die Kernmembran hervorgerufen wird. Somit stehen wir bei unserem Objekt vor der Alternative entweder anzunehmen, dass diese Impression auch durch etwas anderes als durch die Sphäre bedingt sein kann, nämlich durch einen verdichteten Bezirk des die Sphäre umhüllenden Protoplasmas, oder aber, dass dasjenige, was in unseren Zellen dem sonst allgemein als Sphäre bezeichneten Gebilde entspricht, keine Sphäre im Sinne Heiden-

hain's ist. Denn das eine ist ganz sicher: Die Delle wird hier nicht durch das helle Bläschen, sondern durch das grosse gekörnte Protoplasmagebilde hervorgerufen. Denn wenn jemand etwa die Vermuthung aussprechen würde, dass die bei den mittelgrossen Zellen vorhandene Lagebeziehung der hellen Scheibe zum Kern eine sekundäre ist, indem sie vielleicht ursprünglich dem Kern dicht anlag, an ihm jene Einbuchtung bewirkend, und erst mit der Grössenzunahme der Zelle von dem Kern relativ weit weg verlagert wurde, während die Vertiefung an diesem erhalten blieb: so könnte ich diese Auffassung durch zwei triftige Gründe widerlegen. Erstens ist das räumliche Verhältniss des Scheibchens zu dem Kern auch bei den allerkleinsten Zellen dasselbe wie bei den grösseren: auch hier findet man es in beträchtlicher Entfernung davon. Zweitens wird jene Abplattung gerade an den Kernen der ganz kleinen Zellen sehr häufig vermisst, und ist sie hier auch vorhanden, so erscheint sie stets nur schwach angedeutet; erst mit dem Wachsthum der Zelle gelangt sie recht eigentlich zum Ausdruck.

Wie soll man nun aber das kleine Centralscheibchen nennen, wenn nicht „Sphäre"? Von dem Van Beneden'schen Namen Medullarzone möchte ich aus dem Grunde absehen, weil ich in der Zusammenfassung dieses nach aussen hin so deutlich abgegrenzten Gebildes mit dem es umgebenden körnigen Protoplasma unter einen Namen wenigstens in dem mir speziell vorliegenden Fall einen Akt der grössten Willkür erblicken müsste. Hier liegt ein recht eigentlich selbständiges mit der Schärfe eines zweiten Zellkernes hervortretendes Gebilde vor, und ich glaube nach Einsicht der neueren einschlägigen Literatur annehmen zu dürfen, dass ein so scharf begrenztes, auch durch seine Struktur und Tinktion von seiner Nachbarschaft verschiedenes Gebilde im Umkreise des Centrosoms keineswegs eine isolirte Erscheinung darstellt. Vielleicht würde hier der schon früher von anderer Seite in Vorschlag gebrachte Namen „Centrarea" seinen Zweck erfüllen. Es wäre darin, wie mir scheint, recht gut zum Ausdruck gebracht, dass es sich um ein central gelegenes Gebilde handelt, und um ein Gebilde, dass das Punctum saliens des ganzen Strukturkomplexes: das Centrosom

hofartig umgibt; dagegen wäre darin allerdings der Selbstständigkeit des Gebildes nicht genügend Rechnung getragen. Vielleicht noch besser und sich auch durch den Anschluss an den gangbaren Sprachgebrauch empfehlend wäre das Wort Centrosphäre[1]), wobei man dann das äussere, mehr dem Zellplasma angehörende Gebilde als Plasmosphäre oder Perisphäre der Centrosphäre gegenüberstellen könnte.

Ein Punkt, den ich noch kurz zur Sprache bringen möchte, betrifft die gesetzmässige Stellung des Centrosoms im Zellkörper. Es giebt vielleicht keine zweite Zellgattung, bei der die Thatsache, dass das Centrosom durchaus nicht wo immer in der Zelle liegen kann, sondern dass ihm unweigerlich eine bestimmte Stelle im Zellprotoplasma zum Sitze zugewiesen ist, deutlicher zur Ansicht kommt, als hier, was wohl mit der relativ regelmässigen Form unserer Zellen zusammenhängt. Das Centrosom liegt immer im Hauptheil des Zellkörpers, in der Mitte des Endoplasmas, nie in der unmittelbaren Nachbarschaft des Kerns. Es fällt immer in die Linie, die die Zelle in der Längsrichtung in zwei gleiche Theile theilt und die bei der regelmässigen Beschaffenheit unserer Zellen in der Regel die Mitte des einen Poles mit der Mitte des Kerns und der Mitte des anderen Poles verbindet. Man kann diese Linie als Zellenaxe bezeichnen. Die Stelle aber, wo diese Linie das Centrosom schneidet, entspricht nie der Mitte ihrer Länge, sondern liegt stets zu dem einen Ende und zwar dem Fortsatzende näher. Die Entfernung des Centrosoms vom Fortsatzende verhält sich zu seiner Entfernung vom Kernende wie 40 : 60, die Gesammtlänge der Zelle = 100 gesetzt. Hieraus folgt von selbst, dass wenn man die Zelle im Niveau des Centrosoms durch eine auf die Längsachse senkrechte Querlinie halbirt, die beiden Hälften an Umfang nicht gleich sein können: der den Kern in sich fassende Theil er-

1) Dieser Ausdruck stammt von Strasburger, der damit allerdings etwas anderes, nämlich den gesammten hier in Betracht kommenden Structurkomplex bezeichnet wissen wollte.

scheint stets beträchtlich grösser als der andere. Es ist durch dieses Verhalten eine prinzipielle Abweichung gegeben von den Lageverhältnissen, die das Centrosom nach den ausführlichen Darstellungen Heidenhain's bei den Leukocyten zeigt[1]). Bei diesen nimmt das Centrosom, sofern es daran nicht durch übermässige Dimensionen des Kerns gehindert ist, stets den Mittelpunkt der ganzen Zelle ein; nur wenn der Durchmesser des Kerns mehr als den halben Durchmesser der Zelle beträgt, sehen wir ihn von der Zellmitte weggedrängt, aber dann immer dem Kern dicht angelagert. Hier wären im Sinne der Heidenhain'schen Ableitungen alle Vorbedingungen für eine streng centrale Lage des Centrosoms erfüllt: der Kern liegt excentrisch und sein Durchmesser bleibt stets hinter dem halben Zellendurchmesser zurück, (durchschnittlich im Verhältniss von 35 : 50) und doch finden wir das Centrosom nicht in dem geometrischen Mittelpunkt der Zelle, sondern nach dem Fortsatz hin verlagert und stets in einiger Distanz vom Kern. Nun könnte man die Abweichung der hier vorhandenen Verhältnisse von den bei den Leucocyten verwirklichten Gesetzmässigkeiten damit in Zusammenhang bringen, dass, wie schon beschrieben, der Kern manchmal in einer verjüngten Partie, gleichsam in einer Ausbuchtung des Zellkörpers seinen Sitz hat, so dass man ihn mitsammt dem ausgebuchteten Protoplasmamantel bei der Berechnung gewissermaassen aus dem Spiele lassen könnte. Dieses Verhalten trifft aber nur für einen geringen Procentsatz der Fälle zu, auch ist der Ausdruck „Ausbuchtung" cum grano salis zu nehmen. Ein anderer Erklärungsversuch könnte den Schwerpunkt auf die Gegenwart des Zellfortsatzes legen, den man in Anbetracht seiner Eigenschaft als Auswuchs des Zellkörpers noch immer mit einer gewissen Berechtigung als Bestandtheil der Zelle und somit als einen die mechanischen Verhältnisse des Protoplasmas beeinflussenden Factor auffassen könnte. Nun muss man aber sagen, dass wenn die in dem Fortsatz niedergelegte Substanzmenge in diesem Sinne auf die Zelle thatsächlich zurückwirken würde, das Centrosom bei der enormen Ausbreitung des Fortsatzes wahrscheinlich überhaupt nicht in der Zelle selbst

---

1) Vergl. namentlich M. Heidenhain, Cytomechanische Studien. Roux's Archiv f. Entwickelungsmechanik Bd. I. 1895. S. 473.

liegen könnte, auf alle Fälle aber eine gewisse Variabilität in seiner Lage zeigen müsste, was nicht der Fall ist. Wenn diese beiden Erklärungsversuche scheitern, so bleibt glaube ich nichts anderes übrig, als das Walten eines speciellen vielleicht gerade nur für unsere Zellen gültigen Lagegesetzes anzunehmen.

Dieses Gesetz glaube ich nun in dem durch planimetrische Messungen nachweisbaren Thatbestand erkannt zu haben, dass die überschüssige Substanzmenge auf der einen Seite ungefähr der Ausdehnung des Kerns entspricht. Eliminirt man diesen, so ist das Gleichgewicht zwischen den beiden Hälften hergestellt. Das Centrosom ist also in den Spinalganglien des Frosches wohl ein Centralgebilde in Bezug auf das Zellprotoplasma mit Abzug des Kerns, nicht aber in Bezug auf die kernhaltige Gesammtzelle. Der Kern tritt in die zu beiden Seiten des Centrosoms gleichmässig vertheilte Zellmasse als ein Fremdes ein und verleiht der einen Hälfte ein Uebergewicht, ohne eine entsprechende Verlagerung des Centrosoms bewirken zu können.

Man wird nicht umhin können, aus dieser Thatsache gewisse Schlüsse in dem Sinne abzuleiten, dass der Kern doch nicht nur einfach ein durch eine verdichtete Schichte abgegrenzter und in seinem Innern die specifischen chromatischen Elemente einschliessender Protoplasmabestandtheil ist, sondern dass er etwas besonderes, etwas in mechanischer Hinsicht dem Zellprotoplasma selbständig gegenüberstehendes ist.

Nachdem es mir gelungen war, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglien des Frosches aufzufinden, habe ich es nicht unterlassen, auch die Spinalganglien einiger Säuger auf diese Verhältnisse mit der Heidenhain'schen Methode zu prüfen. Ich habe hierzu namentlich die Spinalganglien von Hund und Katze benützt. Das Ergebniss war nun ein vollkommen negatives. Die Zellen sind beim Säuger

wesentlich anders gebaut als beim Frosche[1]), aber auch hier besteht manchmal eine koncentrische Anordnung des Protoplasmas, wenn auch viel schwächer ausgesprochen als bei dem letzteren. Der Mittelpunkt der koncentrischen Kreislinien wird aber stets vom Kern gebildet. Dieser liegt auch, soweit ich sehe, immer im Mittelpunkt der Zelle. Centrosom und Sphäre sind nicht nachzuweisen. Es ist nun sehr möglich, dass dieser Unterschied darin seine Erklärung findet, dass das dynamische oder vielleicht auch morphologische Aequivalent des Centrosoms hier in den Kern verlagert ist. Diese Möglichkeit findet nicht nur in den bekannten Erfahrungen Brauer's[2]) an den Spermatocyten von Ascaris ihre Stütze, sondern auch in den Angaben Mann's[3]), dem es angeblich gelang, in den Kernen gewisser Nervenzellen (sympathische Ganglienzellen, Pyramidenzellen der Grosshirnrinde) bei Säugern centrosomenartige Gebilde nachzuweisen. Auch ich sehe in den Kernen der Spinalganglienzellen von Hund und Katze neben dem grossen Kernkörperchen noch einige weitere stark chromatische Körner, könnte mich aber nicht entschliessen, sie ohne Weiteres, wie Mann es thut, als Centralkörnchen anzusprechen.

Zum Schlusse kann ich es nicht unterlassen zu betonen, dass es sich hier um den ersten Nachweis von Centrosom und Sphäre in Nervenzellen handelt. Wahrscheinlich bildet mein Befund das erste Glied in einer Kette weiterer ähnlicher Nachweise.

---

1) Vergl. hierüber: W. Flemming, Beim Bau der Spinalganglienzellen. Festschrift f. Henle, Bonn 1882. — Derselbe: Ueber die Struktur der Spinalganglienzellen. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft (Basel) 1895, S. 19. — Fr. Nissl, Ueber Rosin's neue Färbemethode des gesammten Nervensystems und dessen Bemerkungen über die Ganglienzellen. Neurolog. Centralbl. Jahrg. 13, 1894, S. 98. — M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. 2. Aufl. Berlin 1895.

2) Brauer, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42, 1893.

3) G. Mann, Histological changes induced in sympathetic, motor and sensory cells by functional activity. Journal of Anat. and Physiology Vol. XXIX 1894—1895 p. 100. (Vergl. Fig. 8, 9, 10).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV und XVI.

Sämmtliche Figuren sind bei Anwendung des Zeiss'schen Apochromaten 2,0 mm Apert. 1,30 und mit Hülfe des neuen Zeiss'schen Zeichenapparates angefertigt.

Fig. 1. Nervenzelle mittlerer Grösse (45 μ) aus dem Spinalganglion des Frosches. Fortsatz nicht sichtbar. Kern mit schwacher Delle. Fixirung in Flemming's Gemisch, Färbung mit Thionin.

Fig. 2. Grosse 64 μ lange Nervenzelle. Der sonst mehr seitlich entspringende Nervenfortsatz entspringt hier fast in der direkten Verlängerung der Zellenachse; er zeigt eine zarte fibrilläre Struktur. Am Fortsatzpol zwei bindegewebige „Polzellen". Kern mit Abflachung. Hermann'sche Lösung, Magentaroth.

Fig. 3. Kleine Nervenzelle (24 μ). Derbe, ringförmig zusammenhängende Plasmaschollen im Ektoplasma; im Endoplasma spärliche Körnchen. Sublimat, Thionin.

Die nachfolgenden Figuren sind alle Präparaten entnommen, die nach Sublimatfixirung hergestellt und mit Heidenhain's Bordeau-Eisenhämatoxylin gefärbt waren.

Fig. 4. Nervenzelle von 36 μ Länge. Centrosom im Innern undeutlich differenzirt, Centrosphäre elliptisch, Plasmosphäre undeutlich begrenzt.

Fig. 5—7. Drei Nervenzellen von besonders länglicher Form. Länge: 44, 42 und 30 μ. In Zelle 6 auffallend kleiner Kern; Centrosphäre etwas verschoben, wodurch der helle Hof auf der einen Seite eine Erweiterung zeigt. In Zelle 7 auffallend kleine Centrosphäre (Länge 2,7 μ).

Fig. 8—10. Plumpe Zellformen mittlerer Grösse; Länge 33, 36,5 und 33 μ. Bei allen dreien ausgesprochene Einbuchtung am Kern. In Fig. 9 längliche Form der Centrosphäre und des Centrosoms (beides offenbar Kunstprodukt).

Fig. 11 und 12. Grössere (42 und 48 μ lange) Zellen.

Fig. 13 und 14 = 42 und 40 μ lange Zellen. In Zelle 13 besonders deutlich hervortretende Plasmosphäre. In Fig. 14 Verzerrungsform der Centrosphäre und des Centrosoms.

Fig. 15. Ganz kleine, 21 μ lange Zelle, mit deutlicher Centrosphäre und deutlichem Centrosom, in welch letzterem aber der Aufbau aus Centralkörnern nicht sichtbar ist. Plasmosphäre nicht ausgesprochen; die sie sonst bildenden Körnchen relativ spärlich und unregelmässig vertheilt.

Fig. 16 und 17. Zwei ganz grosse (53 und 68 μ lange) Zellen ohne Spur einer Sphäre und eines Centrosoms, mit unregelmässig im Zellkörper vertheilten Bordeaux-Hämatoxylinkörnchen; bei Zelle 16 zeigen dieselben noch im Endoplasma als Spur der bei kleineren Zellen vorhandenen Plasmosphäre eine gedrängtere Lagerung.

Die Nerven der Chromatophoren bei Fischen.

Von

Professor **Eberth** in Halle a. d. S. und Dr. **R. Bunge**, Assistent an der Anatomie in Halle a. d. S.

Hierzu Tafel XVII u. XVIII.

Wenn auch Beobachtungen und Versuche die Abhängigkeit des Farbenwechsels von dem Nervensystem erwiesen haben, so war es doch sehr wünschenswerth, Näheres über das morphologische Verhalten der die Chromatophoren versorgenden Nerven zu erfahren. Dergleichen Untersuchungen sind zwar schon seit geraumer Zeit ausgeführt worden — aber man darf wohl sagen — bis in die letzten Jahre mit nicht sehr befriedigendem Erfolg.

Leydig [1]) glaubte bei den Schlangen beobachtet zu haben, dass ein Theil der Endausläufer der Nerven sich mit den Chromatophoren verbindet — es schien die Nervensubstanz unmittelbar in das contractile Protoplasma überzugehen — und von den Eidechsen sagte er [2]), dass Nervensubstanz und Chromatophoren schliesslich in eins zusammenfliessen können.

Bei Rana escul. sah Ehrmann [3]) nach Anwendung der Goldmethode Nerven, die in das Protoplasma der Pigmentzellen übergingen. Ein breiter Fortsatz, in welchen die Pigmentzellen nach unten auslaufen, geht ohne scharfe Grenze in die breite, marklose Nervenfaser über.

Schöler [4]), der an der Dotterhaut der Fischembryonen wie an Flossen mit der Goldmethode die Nerven darstellte, lässt feine Nervenfäserchen mit eigenartig gestalteten zwischen und unter dem Epithel gelegenen Zellen in Verbindung stehen. Diese Zellen erinnern an amöboide Zellen und haben grosse Aehnlichkeit mit den Langerhans'schen Zellen. Ob jede dieser Zellen mit einem Nervenfortsatz in Verbindung ist, vermag Schöler nicht zu sagen, Verbindungen mit den Pigmentzellen hat er nicht gesehen.

1) Leydig, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Archiv f. mikr. Anatomie 1873.

2) Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

3) Ehrmann, Die Nervenendigungen in den Pigmentzellen der Froschhaut. Sitzungsbericht der k. Akademie der Wissenschaften in Wien 1881, Jena.

4) E. Schöler, Beitrag zur Kenntniss der Nerven in der Epidermis der Fische. Inaug.-Dissertation. Bonn 1885.

Lode[1]) untersuchte die ausgespannte Flosse verschiedener Fische an Zupfpräparaten nach der Goldbehandlung.

Das frisch getödtete Fischchen wurde für einen Tag im luftdicht verschlossenen Exsiccator in feuchter Atmosphäre aufbewahrt. Hierauf kam die ausgespannte Flosse für 5—6 Stunden in eine Lösung von 2 Theilen destillirten Wassers und einem Theil Acid. acet. glac. Nach Abspülen in destillirtem Wasser wurde sie in $^1/_{10}$ $^0/_0$ Goldchloridlösung gebracht bis sie, was in der Regel nach 12—24 Stunden eintrat, dunkelbraun geworden war. Die Reduktion geschah darauf, da die Prichard'sche Lösung sich nicht hinreichend reduktionskräftig erwies, in einem Gemisch aus 100 Theilen Wasser, 5 Theilen Ameisensäure und 5 Theilen Amylalkohol. Untersuchung in Glycerin mit einer Spur Ameisensäure.

Nach Lode treten von den zahlreichen Nervenfasern, welche bald frei, bald unter einander anastomosirend, die Flosse durchsetzen, einzelne mit den Chromatophoren in Verbindung. Der Uebergang der Nervensubstanz in die Chromatophoren ist ein allmählicher. Die meisten Nerven endigen frei, ihr Contur verschwindet dann vollständig. Zu jedem Chromatophor zieht in gestrecktem Verlauf eine noch ziemlich kräftige Nervenfaser, die sich nur mit einem Theile der Zelle zu verbinden scheint und über oder unter der Zelle hinwegläuft. Weiteres über den Verlauf und die Endigungsweise der Fasern vermochte Lode nicht zu ermitteln, er vermuthet nur, dass eine und dieselbe Nervenfaser mehrere Zellen innervirt.

Bei Untersuchungen, welche ich vor einigen Jahren in Gemeinschaft mit Dr. Bunge über die Endigungsweise der Hautnerven des Frosches mit Hülfe der Golgi'schen Methode angestellt habe, wurde nicht unterlassen, auf das Verhalten des Nerven zu den contraktilen Pigmentzellen der Haut ganz besonders zu achten. Unsere Bemühungen waren jedoch selbst bei Benutzung der gelungensten Präparate von Hautnerven nicht von Erfolg gekrönt. Wir sahen zwar ab und zu einen Nerven, wie dies auch bereits von Anderen geschildert wurde, an die Chromatophoren herantreten, es blieb aber ungewiss, ob er daselbst endigte und nicht vielmehr einfach über die Zelle hinweglief. Vor Allem war es der starke Pigmentgehalt der Chromatophoren,

1) A. Lode, Farbenwechsel der Fische. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. XCIX. Bd. Abthl. III. 1891. S. 130.

der das weitere Verfolgen der Nerven unmöglich oder wenigstens unsicher machte.

Dagegen versprachen die oft in Gestalt dünner Platten auftretenden, mit weniger dichtgelagerten und nicht so intensiv gefärbten Pigmentkörnchen ausgestatteten Chromatophoren der Fische mehr Aussicht auf Erfolg.

Als die geeignetsten Stellen erwiesen sich die Flossen und die Haut um die Mundspalte. Obgleich die ersteren sehr schöne Nervenzeichnungen lieferten, war es doch leicht des Guten hier zu viel und wir zogen die andere Lokalität schon des Umstandes wegen vor, weil sie wegen der grösseren Dicke der Haut und der sie deckenden Epithelschicht auch zugleich die Untersuchung der epithelialen Nerven erleichterte.

Zur Bearbeitung dienten der Weissfisch, die Aalraupe, der Hecht, Aal, Schleie, Gründling, Barsch, in möglichst kleinen Exemplaren. Von diesen lieferten die beiden erstgenannten die instruktivsten Bilder.

Ueber diese Untersuchungen hat Eberth bereits auf dem Anatomencongress in Göttingen berichtet, gleichzeitig mit Ballowitz, der unabhängig von uns und erfolgreich den gleichen Gegenstand in Angriff genommen hatte.

Bald darauf veröffentlichte Ballowitz seine Untersuchungen in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. 56. 1893. Obgleich seine Resultate sich mit den unsrigen im Wesentlichen decken, dürfte doch abgesehen von geringen Differenzen bezüglich einiger Detailverhältnisse die Mittheilung unserer Befunde schon darum nicht überflüssig sein, als sie zum Theil durch ein anderes Verfahren gewonnen wurden.

Der Wunsch, durch Untersuchungen eines grösseren Materials verschiedener Thierklassen unserer Arbeit eine breitere Basis zu geben, war lediglich der Grund, weshalb bis jetzt unsere Publikation unterblieben ist. Da aber fortgesetzte Studien am Chamäleon, Frosch und Cephalopoden bis jetzt noch nicht den gewünschten Erfolg hatten, stehen wir nicht an vorläufig unsere Ergebnisse über die Chromatophoren der Fische mitzutheilen.

Die zur Darstellung der Nerven benutzte Methode war die Golgi'sche, und zwar sowohl die „einfache“, als auch die „doppelte“. Beide gaben gute Resultate. Gewöhnlich imprägnirten sich die intraepithelial verlaufenden Nervenfäserchen zu-

erst, während erst dann die Nerven um die Chromatophoren sich der Imprägnation zugänglich erwiesen, wohl nur eine Folge der allmählich eindringenden Silberlösung.

Ein Umstand aber war selbst bei sehr vollkommener Imprägnirung des Chromatophorennerven recht störend, die dunkle Färbung und dadurch bedingte Undurchsichtigkeit der Pigmentzellen. Waren auch in der Umgebung die Nerven noch so zahlreich und wohl differenzirt, sah man sie auch in grosser Zahl auf die Pigmentzellen zusteuern, an diesen selbst war oft nur wenig mehr von den Nerven zu unterscheiden, der dunkle Grund der Pigmentzelle liess sie nicht deutlich erkennen und von einer weitern Verfolgung musste darum eo ipso Abstand genommen werden.

Nur ausnahmsweise fanden sich Chromatophoren mit geringem Pigmentgehalt — besonders bei den vollständig expandirten war dies der Fall — sodass man hoffen konnte, hier über das Verhalten der Nerven zu den Zellen selbst und die Art der Endigungen an den Zellen Näheres zu ermitteln. Aber auch an so günstigen Zellen setzte doch immer das Pigment der Beobachtung unerwünschte Schranken.

Es musste deswegen unser Bestreben sein, ein Verfahren zu finden, das Pigment der Zellen zu bleichen, um so vielleicht nähern Aufschluss über die Beziehungen zwischen Nerven und Zellen zu erlangen. Ein solches Verfahren durfte aber neben der Aufhellung des Pigmentes zu gleicher Zeit die Nervenzeichnungen nicht alteriren, ein bei der bekannten Hinfälligkeit der Chromsilberpräparate etwas schwierige Aufgabe.

Das Bleichen von Pigment gelingt leicht mit Hülfe starker Oxydationsmittel (Wasserstoffsuperoxyd etc.). Es handelte sich also darum, ein solches anzuwenden, welches entweder das in den Nerven niedergeschlagene Chromsilber vollständig intakt liess oder dasselbe in eine andere, im durchfallenden Lichte ebenfalls scharf erscheinende Silberverbindung überführte. Diese Ueberlegungen führten uns auf das Chlorwasser.

Während nun durch Einwirkung des Chlorwassers das Pigment gebleicht wurde, verschwand durch Umwandlung der dunkelbraunen Chromsilberverbindung in das grauweisse Chlorsilber die Nervenzeichnung mehr oder weniger vollständig, es gelang aber leicht durch Reduction mit Hülfe des Lichtes das Chlorsilber in die dunkele Silberchlorürverbindung überzuführen und so die er-

blasste oder auch ganz verschwundene Nervenzeichnung in früherer Schönheit und Prägnanz wieder erscheinen zu lassen.

Das ganze Verfahren gestaltete sich demnach folgendermaassen.

1. Silberimprägnirung nach der Golgi'schen Methode, Anfertigen von Schnitten.

2) Bleichen der Schnitte in Chlorwasser. Je nach dem Chlorgehalt des Wassers war die Einwirkungsdauer eine verschiedene. Man kann, um die Intensität der Chloreinwirkung zu prüfen, die Schnitte von Zeit zu Zeit aus dem Chlorwasser nehmen und nach kurzem Abspülen in Wasser unter dem Mikroskop das Abblassen des Pigmentes controlliren; in der Mehrzahl der Fälle war bei nicht zu altem Chlorwasser eine Einwirkung von 15—20 Minuten die beste, bei grösseren, ganz intensiv schwarzen Chromatophoren nahm die Bleichung noch etwas mehr Zeit Anspruch.

3. Auswaschen in Aq. dest. $^1/_4$ Std.

4. Entwässern in Alkohol abs.

5. Nelkenöl.

Die Schnitte wurden nun auf den Objektträger gebracht, mit Deckgläschen bedeckt, dem Lichte ausgesetzt und von Zeit zu Zeit die Schwärzung der Nerven controllirt. War die gewünschte Intensität der Lichteinwirkung erreicht, so wurde in Damarlack eingeschlossen. Da das unbeständige Chromsilber jetzt in beständiges Silberchlorür umgewandelt ist, können die Schnitte unter Deckglas aufbewahrt werden. Man kann natürlich auch zumal bei Behandlung grösserer Mengen von Schnitten die Reduction des Chlorsilbers gleich nach dem Auswaschen vornehmen, ohne vorher die Schnitte durch Oel aufzuhellen und sie der Controlle durch das Mikroskop zu unterwerfen. Es gelingt aber dann nicht immer, den richtigen Zeitpunkt zu finden, in welchem die Reduction am schönsten ist. Wir haben deshalb den ersten Modus vorgezogen.

Verschiedene Präparate wurden auch vor der Bleichung in Lack eingeschlossen, um gezeichnet werden zu können; der Lack wurde dann wieder mit Xylol aufgelöst und dann erst die Bleichung des Pigmentes und die Umwandlung des Chromsilbers vorgenommen.

Eine Vergleichung der Bilder ergab, dass die Nervenzeichnung nicht im geringsten durch die Chlorbehandlung gelitten hatte, im Gegentheil waren jetzt auch Nerven an den Stellen zu sehen, wo man sie vor der Bleichung nicht sah, oder nur ver-

muthen konnte. Besonders auffällig war dies an den ganz dunkeln Chromatophoren, auf denen, wie reichlich auch die Nerven in der Umgebung waren und wie zweifellos es auch ihre Anordnung in der nächsten und ferneren Umgebung erkennen liess, dass ihr Ziel die Pigmentzellen seien, auch nicht eine Spur eines Nerven wahrgenommen werden konnte [1]).

An Stelle des Lichtes wandten wir später auch nach dem Vorgange von Kallius [2]) die photographischen Entwickler (fünffach Hydrochinonentwickler) zur Reduction des Chlorsilbers an. Nach der Chlorwasserbehandlung kamen die Schnitte I) in den „fünffach Hydrochinonentwickler“ 5—10 Minuten, II) in 70 % Alkohol 15 Minuten, III) Natr. subsulfuros. (10,0 und 50,0) circa 5 Minuten, IV) Aq. dest. 1 Tag und wurden dann in bekannter Art in Balsam eingeschlossen. Es gelang uns jedoch nicht, auf diese Weise so schöne Präparate zu erhalten, wie bei der Reduction durch das Licht. Das Präparat nahm gewöhnlich einen schmutzig braunen Thon an und bekam Flecke, die nicht mehr zu entfernen waren.

Mit dem von anderer Seite zur Bleichung von Pigmentzellen vorgeschlagenen Wasserstoffsuperoxyd haben wir keine günstigen Resultate erzielen können. Die Bleichung dauerte bedeutend länger, der Hauptnachtheil war aber, dass die Nervenzeichnung theilweise verschwand und bisher durch kein Verfahren wieder hervorgerufen werden konnte.

In Bezug auf Anordnung und Endigungsweise der Chromatophorennerven liess sich mit Sicherheit nur ein Typus — die dichotomische Theilung und freie Endigung mit Endknöpfchen — feststellen. Sehr verbreitet kommt allerdings ein oft sehr reiches Nervennetz auf den Chromatophoren vor, aber

1) Wir hatten das geschilderte Verfahren angewandt, ohne Kenntniss zu haben von dem von Greppin schon 1888 vorgeschlagenen, dem unsern ganz ähnlichen Verfahren, nämlich der Chromsilberumwandlung, — Umwandlung in metallisches Silber bezw. Silberbromür mit Bromsilber als Zwischenstufe — Kenntniss zu haben. Bei Versuchen, die wir nachträglich mit Bromwasser angestellt, haben wir gefunden, dass sich die Pigmentzellen auch damit bleichen lassen, aber weniger vollkommen und sicher, auch ist das Arbeiten mit Bromwasser ein sehr unangenehmes. Die Angaben gen. Forschers über die Präcision der Umwandlung in Bromsilber und durch Reduktion in Silberbromür sind wir in der angenehmen Lage bestätigen zu können.

2) Kallius, Ein einfaches Verfahren, um Golgi'sche Präparate für die Dauer zu fixiren. Anatom. Hefte 1893. I. Abth. 5. Heft.

dasselbe ist doch nirgends vollkommen geschlossen, indem von dessen Fäden kürzere oder längere feine Fädchen abzweigen um an den Pigmentzellen frei zu endigen.

Die einfache freie Endigung findet sich besonders an kleinen Chromatophoren, mag es nun sein, dass diese mitunter (aber keineswegs stets) nur von wenigen Nerven versorgt werden, oder sei es dass die Imprägnation eine unvollkommene war, d. h. auf einzelne feine Nervenstämmchen beschränkt blieb. Die enorm reiche Nervenverbreitung auf den meisten Pigmentzellen macht letztere Vermuthung wahrscheinlicher.

An solche Chromatophoren, mit nur theilweise wohlimprägnirten oder spärlichen Nerven sieht man ein oder mehrere zum Theil varicöse feine Nerven, die sich oft weithin verfolgen lassen, herantreten und in der Nähe der Zelle in 2 oder 3 Fädchen sich theilen, die mit kleinen Endknöpfchen an der Zelle endigen (Taf. XVII Fig. 1 und 2). Wie bei Anwendung starker Apochromaten bei etwa 1000facher Vergrösserung leicht zu sehen ist, liegen die Nerven mit ihren Knöpfchen oder kleinen Endplatten unmittelbar dem Protoplasma auf, manchmal in feinen Furchen und Einschnitten der Zelle. Bei Anwesenheit mehrerer Nervenstämmchen vertheilen sich dieselben dann so, dass einige an die eine, die übrigen an die andere Fläche der Zelle treten.

Könnte noch ein Zweifel bestehen, ob die Nerven unmittelbar den Chromatophoren aufliegen, so würde die Profilansicht diesen beseitigen. Die mitunter geschlängelt verlaufenden Nerven berühren an verschiedenen Punkten die Oberfläche der Zelle und ihre Endknöpfchen liegen unmittelbar der Zelle auf (Taf. XVIII Fig. 3 u. 4 a).

Von den Aestchen der Hauptnerven endigen jedoch nicht alle an der Pigmentzelle. Kurze Reiserchen biegen, nachdem sie der Zelle eine Strecke gefolgt, ab, um frei in der Umgebung zu endigen (Taf. XVII und XVIII, Fig. 2, 3, 4), das Gleiche ist auch mit längeren Nerven der Fall, die dann entweder in grösserer Entfernung von der Zelle frei zu endigen scheinen oder an eine benachbarte Pigmentzelle, oder in das letztere umstrickende Nervennetz, oder in die Oberhaut sich begeben (Taf. XVIII, Fig. 6).

Durch einige wenige Queranastomosen zwischen den Endästchen des Chromatophoren, bevor sie knopfförmig enden, wird der Uebergang zu netzförmiger Anordnung der Nerven bereits angedeutet (Taf. XVII und XVIII, Fig. 2, 3, 4).

Das Nervennetz ist bei dem Reichthum an Nerven und ihrer dichten Lagerung ein mitunter recht schwer zu entwirrendes Objekt. Man darf, um einigermaassen über dessen Zusammensetzung ins Klare zu kommen, durchaus nicht jede beliebige Chromatophore für geeignet halten — auch die stärkste Geduld würde hier nichts erreichen — sondern muss solche Zellen sich auswählen, deren Nervennetz einfacher und übersichtlicher angeordnet ist. Grosse, möglichst expandirte Zellen sind hierfür geeigneter als mittelgrosse.

Radiär treten ein oder mehrere zum Theil noch markhaltige Nerven, wie man nach ihrem Kaliber wohl annehmen darf, bald in mehr gestrecktem Verlauf, bald geschlängelt heran, theilen sich an der Zelle vielfach und bilden mit ihren Zweigen schon in einiger Entfernung von der Zelle ein Netz mit ungleich grossen Maschen, das in seiner weiteren Entwicklung sich unmittelbar auf der Zelle ausbreitet, so dass diese ringsum von diesem Netz umsponnen wird (Taf. XVIII, Fig. 6 und 7). Von den feinen zuleitenden Nerven begeben sich einige direkt, ohne an der Bildung des Nervennetzes sich zu betheiligen, an die strahligen Ausläufer der Pigmentzellen (Taf. XVII, Fig. 5b), denen sie oft in unmittelbarer Berührung bis an ihr Ende folgen, um daselbst knopfförmig zu endigen. Manche dieser Zweige biegen auch nahe dem Ende der Zellausläufer schlingenförmig um und endigen nahe der Basis der Zellstrahlen. Auf diese Weise werden fast alle Zellausläufer innervirt (Taf. XVII, Fig. 5b).

Viele den Zellstrahlen folgende Nerven scheinen jedoch, ohne Endfädchen an erstere abzugeben, diesen entlang in der Umgebung zu endigen oder in das Nervennetz einer benachbarten Pigmentzelle einzutreten. Andere Zweige der zuleitenden Nervenfasern vereinigen sich, an der Zelle angelangt, bald zur Bildung des Nervennetzes, von dessen Fädchen dann die Endfibrillen abzweigen.

Im Allgemeinen bietet das Nervennetz an der inneren Oberfläche der Zelle dieselben Verhältnisse wie an den unteren.

Ballowitz betont gewisse Beziehungen des Verlaufs der Nervenfasern zu der Attraktionssphäre der Pigmentzellen. Die Nervenfasern verlaufen nämlich kreisförmig oder in Spiraltouren, so dass die helle Attraktionssphäre nahezu in der Mitte der Windungen gelegen ist, von denen dann die Endfibrillen abgehen, welche zum Theil zu dem Zellkörper, zum Theil radiär zu den Fortsätzen gehen.

Dieses Verhalten fand B., wenn auch nicht so ausgesprochen wie bei den kleinen Chromatophoren des Hechtes, auch bei anderen Knochenfischen, während die grossen Pigmentzellen am Kopfe des Barsches dasselbe weniger deutlich erkennen liessen. Auch bei dem Barsch finden sich dichotomische Theilungen der Nervenfasern, die ein bisweilen sogar engmaschiges Netz vortäuschen können. Netzförmige Verbindungen sind auch hier nicht auszuschliessen und der circuläre Verlauf ist wenigstens in Andeutungen zu erkennen.

Das trifft vollkommen zu, nur mit der Einschränkung, dass wenigstens nach unseren Erfahrungen bei Leuciscus der radiäre Verlauf dichotomisch sich theilender Nervenfasern häufiger zu sein scheint wie der circuläre, der nach der Schilderung von Ballowitz beim Hechte ausgesprochener ist.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII u. XVIII.

Fig. 1. Chromatophore aus der Lippe des Weissfisches mit 2 terminalen, knopfförmig endenden Nervenfasern. Golgische Behandlung, Bleichung m. Chlorwasser, Reduktion des Chlorsilbers durch Licht. 1000 fache Vergrösserung. Apochromat Zeiss 2 mm Ap. 1,3.

Fig. 2. Chromatophore aus der Lippe des Weissfisches mit einer Anastomose zwischen 2 terminalen Nervenfasern, bei *a* in die Umgebung tretende freie Nervenfaser. Behandlung und Vergrösserung wie oben.

Fig. 3. 2 freie Nervenendigungen in der Chromatophore aus der Lippenhaut des Weissfisches. Pericellulares Netz. Behandlung und Vergrösserung wie Fig. 1.

Fig. 4. Freie Nervenendigungen in der Chromatophore der Lippenhaut des Weissfisches, bei *a* 2 freie (?) Nervenendigungen in dem umgebenden Gewebe. Behandlung und Vergrösserung wie Fig. 1.

Fig. 5. Chromatophore aus der Kopfhaut von Lota vulgaris nach Bleichung mit Chlorwasser und Belichtung. Golgi'sche Behandlung. *a* zutretende Nervenfasern, welche auf der Zelle ein Netz bilden, *b* theils von den zuführenden Nervenfasern, theils aus den Nerven des Netzes tretende terminale Endigungen, *c* umbiegende Faser, 600 fache Vergrösserung.

Fig. 6. Chromatophoren aus der Kopfhaut der Lota vulgaris. *a* Radiär zu der Chromatophore, das dieselbe umspinnende Netz bildende Nervenfasern. Golgi'sche Behandlung. 600 fache Vergrösserung.

Fig. 7. Nervennetz mit freien Endfäden auf 2 Chromatophoren von Lota vulgaris. Apochromat 500fache Vergrösserung.

Ueber den Bau der Spinalganglienzellen bei Säugethieren, und Bemerkungen über den der centralen Zellen.

Von

Walther Flemming in Kiel.

Hierzu Tafel XIX.

Vor längerer Zeit habe ich eine Beschreibung der Structur der Spinalganglienzellen bei Säugethieren gegeben[1]), welche besagte, dass in ihnen tingirbare Körner und feine Fädchen von im Ganzen gewundener Anordnung existiren, die mit jenen Körnern in Verbindung zu stehen scheinen. In den einen Zellen sind die Körner feiner und die Fadenwerke dichter, in den anderen erstere gröber und lockerer vertheilt, daher die Zellen der ersteren Art (meistens die kleineren) ein dichtes dunkles Ansehen haben, die letzteren heller und gröber scheckig erscheinen (Fig. 3 am cit. Orte, Fig. 1 und 2 hier). — Für ältere Angaben, welche diese Structuren betreffen, darf auf die dortige Litteraturbesprechung verwiesen sein. — Zum Vergleich untersuchte ich mit denselben Methoden (besonders Chromsäure und Pikrinsäure, ferner Alkohol und Osmiumsäure) auch centrale Nervenzellen (Vorderhorn); es zeigten sich auch hier gröbere oder feinere, körnige Portionen einer stärker tingirbaren Substanz und dazwischen ein feiner fibrilläres Wesen; der Unterschied gegenüber den Spinalganglienzellen war, dass diese Structur sowohl als die gröberen tingirbaren Portionen und Streifen bei den Vorderhornzellen eine längsparallele Anordnung zeigten, während bei den spinalen wie gesagt ein unregelmässiger, gewundener Verlauf derselben vorlag.

1) Vom Bau der Spinalganglienzellen. Beiträge zur Anatomie und Embryologie als Festgabe für J. Henle von seinen Schülern. 1882. S. 12.

Eine vorläufige Mittheilung über das hier Folgende gab ich auf der Baseler Anatomenversammlung (Ueber die Structur der Spinalganglienzellen. Verhandlungen 17. April, S. 19).

Seitdem sind verschiedene auf diese Dinge bezügliche Arbeiten erschienen. Flesch[1]) und seine Schülerinnen Helene Koneff[2]), Anna Gitiss[3]) und Anna Kotlarevsky[4]) haben sich hauptsächlich mit den Färbbarkeits-Verschiedenheiten der einen und anderen Zellen in den Ganglien beschäftigt, ohne auf die feinere Structur, in der jene in letzter Instanz bedingt sind, nähere Rücksicht zu nehmen, daher ich diese Arbeiten hier nicht zu berücksichtigen habe. Erik Müller[5]) hat die Structur der Spinalganglienzellen im Wesentlichen ebenso gefunden wie ich. Nissl[6]) und Benda[7]) haben sich vorzüglich mit den tingirbaren Körnergebilden in den Nervenzellen beschäftigt, die ja jetzt vielfach nach ersterem Forscher benannt werden. Ich glaube aber annehmen zu dürfen, dass Nissl in den Spinalganglienzellen auch in Bezug auf die sonstige feinere Structur des Zellenleibes Aehnliches gesehen hat wie ich, da er[8]) sagt: „die sich färbende Substanz tritt in Form von grösseren oder kleineren, rundlichen, ovalen oder sphärischen, manchmal auch eckig und unregelmässig geformten Knötchen auf, die allerfeinste fädige Ausläufer besitzen.“

Im letzten Winter gab M. v. Lenhossék in seinem Buche: Der feinere Bau des Nervensystens im Lichte neuerer Forschungen, Berlin, 2. Auflage (Abschnitt V: Zur Zellstructur der Nervenzellen) eine von der meinigen sehr abweichende Schilderung, vom

1) Mittheilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern, Nr. 1169—1194.

2) Beiträge zur Kenntniss der peripheren Ganglien. Diss. Bern, 1886.

3) Beiträge zur vergl. Histol. der peripheren Ganglien. Diss. Bern, 1887.

4) Physiolog. u. mikrochem. Beiträge zur Kenntniss der Nervenzellen in den peripheren Ganglien. Diss. Bern, 1887.

5) Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Nordisk med. Arkiv, B. 23, Nr. 26.

6) Die zahlreichen Arbeiten Nissl's sind citirt in dem Aufsatz: Der gegenwärtige Stand der Nervenzellenanatomie und -Pathologie. Centralbl. f. Nervenheilkunde und Psychiatrie, Januar 1895.

7) Verhandl. der physiol. Gesellsch., Berlin, 1885—86, Nr. 12, 13, 14; Berliner Gesellsch. für Psychiatrie und Nervenkrankh. 8. Januar 1895; ebenda 8. Juli 1895.

8) Mittheilungen zur Anatomie der Nervenzelle. Zeitschrift für Psychiatrie Bd. 50.

Bau der Spinalganglienzellen des Rindes. Er fand, um seine eigenen Worte anzuführen: „im Zellkörper weder eigentliche Fibrillen, noch aber kurze[1]) Fädchen, wie sie Flemming beschreibt, sondern eine schwach färbbare Grundsubstanz, und in diese in grosser Menge eingestreut lauter kleine Körnchen, die den angewandten Farbstoffen gegenüber (besonders Magentarothfärbung nach Nissl und Thionin) grosse Affinität zeigen. Diese Körper sind im Allgemeinen sehr viel feiner als die beschriebenen Plasmaschollen in den centralen Nervenzellen, sie lassen sich mit ihnen gar nicht direct vergleichen, sogar der von Nissl benutzte Ausdruck Knötchen scheint mir etwas zu vielsagend für sie; auch liegen sie viel dichter gedrängt als jene. — Während am frischen Präparat die Körnelung wie gesagt durch die ganze Zelle eine gleichmässige zu sein scheint, ergiebt sich am Färbepräparate ein anderes Bild. Die Zelle scheint fast immer aus zwei Schichten zu bestehen. Der Kern erscheint umgeben von einer Zone, in der die Körner viel dichter stehen und dadurch eine dunklere Färbung der Zelle hier veranlassen. Nach aussen hin nimmt ihre Dichtigkeit und damit die Färbungsnuance ab. Die Peripherie der Zelle wird von einer helleren Zone gebildet. Die beiden Zellgebiete gehen in der Regel allmählich in einander über. Schon bei mittelstarken Vergrösserungen erkennt man noch ein zweites: die Thatsache, dass in dieser peripheren Zone die Körnchen nicht ganz regelmässig nebeneinander angeordnet sind, sondern dass sie sich zu kleinen Gruppen ordnen, die mit einander netzförmig zusammenhängen. Diese Anordnung geht in die durchaus gleichmässige des centralen Gebietes unmerklich über. — Von einer concentrisch-geschichteten Anordnung der Körnchen, wie sie Nissl, allerdings für die Spinalganglien des Menschen, beschreibt, konnte ich bei dem Ochsen in der überwiegenden Mehrzahl der Zellen nichts wahrnehmen. — Die Einzelform der Körnchen kommt in den peripherischen Schichten einer jeden Zelle, am besten aber

1) Es handelt sich hier um ein Missverständniss: ich gab a. a. O. S. 13 an, dass ich in den Abbildungen nur Bruchstücke der Fäden zeichnen konnte, um diese nicht zu undeutlich zu machen, was nicht als reell zu nehmen sei. In der That sind die Fadenzüge gar nicht so kurz, sondern auf längere Strecken im Zusammenhang verfolgbar.

an den tangential getroffenen Zellen zur Anschauung. Es ergiebt sich, dass es feine, punktförmige Bildungen sind, bald von rundlicher, bald mehr von länglicher, stäbchenförmiger oder unregelmässiger Gestalt, doch scheint mir die Kugelform immerhin zu prävaliren. Als Fädchen könnte ich sie unmöglich bezeichnen, selbst wenn sie eine etwas längliche Form aufweisen. Die Angaben Nissl's, dass sie noch feinere Fädchen entsenden, konnte ich nicht bestätigen; ich sehe nur abgerundete, scharf begrenzte Knötchen. Dagegen stimme ich Nissl bei, wenn er sagt, dass die Körnchen nicht von gleicher Grösse sind; man findet etwas gröbere neben gerade noch an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden."

Dies wird von v. Lenhossék als das typische Verhalten beschrieben; es gebe aber viele Ausnahmen und zwar folgende:

„Zunächst findet man eine ganze Anzahl von Zellen, die sich durch etwas gröbere Beschaffenheit ihrer Körnchen auszeichnen. Schon bei Flemming (a. a. O. p. 13) finden wir diese Thatsache registrirt. Ich würde nicht anstehen, die Spinalganglienzellen ohne Weiteres in grobgranulirte und feingranulirte einzutheilen, wenn dadurch nicht etwa die Vorstellung einer numerischen Gleichheit dieser Elemente hervorgerufen werden könnte. Die grobkörnigen Zellen bleiben nämlich hinter den anderen, den typischen feinkörnigen, an Zahl beträchtlich zurück; es handelt sich immerhin nur um Ausnahmeformen. Eine locale Sonderung der beiden Zellengattungen besteht, wie schon Flemming bemerkt, nicht, sie liegen vielmehr bunt durcheinander gewürfelt. Ist auch keineswegs ein gesetzmässiger Zusammenhang zwischen der Grösse der Zelle und den Dimensionen ihrer Körnchen nachweisbar, so kann man doch im Allgemeinen sagen, dass eine gröbere Körnelung, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den motorischen Vorderhornzellen, häufiger grade bei den kleineren Exemplaren angetroffen wird; die ganz grossen Zellen weisen nach meinen Erfahrungen durchgehend eine sehr feingranulirte Beschaffenheit auf.

„Auch in den grobkörnigen Zellen besitzen die Granula vorwiegend eine rundliche Gestalt, doch sind sie in viel grösseren Abständen von einander gelagert, als in der feinkörnigen Gattung, und dies ist ein zweites Characteristicum dieser Elemente. Eine

dritte Eigenschaft kommt nur einigen davon zu: diese Eigenschaft besteht in der Gruppirung der Körner zu parallelen Kreisen; dies ist aber eine äusserst seltene Erscheinung, was ich Nissl gegenüber besonders betonen möchte; nur ein kleiner Bruchtheil der grobgranulirten Zellen weist sie auf.

„Um nicht eine falsche Vorstellung aufkommen zu lassen, muss ich bemerken, dass die gröbere Beschaffenheit der Granula durchaus nur als eine relative zu betrachten ist. An sich vertragen auch noch diese Körnchen das Epitheton ‚fein', vor Allem im Vergleich mit den ganz anders beschaffenen derben Plasmaschollen der centralen Nervenzellen."

Die Methode, mittelst welcher v. Lenhossék diese, von meinen, Nissl's und Erik Müller's so sehr abweichenden Befunde erzielt hat, war Fixirung mit Alkohol von 90 oder 95 pCt., ausserdem mit Formol. v. Lenhossék hat auch die von mir benutzte Chromsäure versucht, aber damit offenbar keine brauchbaren Präparate bekommen; er sagt, „dass ihm daran stets das Protoplasma als eine undeutliche, matt granulirte, diffuse Masse erschien, die sich auch bei den stärksten Vergrösserungen einer Analyse des inneren Baues entzog". Es steht ihm ausser Zweifel, dass die Methode in meinen Händen andere Resultate gegeben haben müsse, als in der seinigen; nach seinen Befunden glaubt er der Alkoholhärtung aber den Vorzug geben zu müssen.

Dass v. Lenhossék mit der Chromsäure so sehr von den meinigen verschiedene Resultate erhalten hat, liegt vielleicht daran, dass er die Behandlung damit nur 24 Stunden dauern liess; ich habe sie viel länger genommen.

Ich habe bei der starken Incongruenz unserer Befunde eine erneute Prüfung für erforderlich gehalten, obwohl die nicht abgeblassten meiner alten Präparate mir noch deutlich zeigten, was ich früher beschrieben hatte, und obwohl ich seit 1884 mit Chromosmiumessigsäure, welche auch Erik Müller benutzt hat, ähnliche Bilder bekam; doch zeigt allerdings dieses Reagens zwar die Körner recht scharf, die feineren Fadenwerke aber nur sehr blass. Für die neuen Präparate, Spinalganglien des Kaninchens, der Katze, des Rindes und des Menschen (von letzterem ein Ganglion Gasseri, etwa vier St. post mortem eingelegt, welches demzufolge die Zellen etwas stark geschrumpft zeigt), habe ich ausser Chromsäure und Chromosmiumessigsäure

besonders Sublimat (conc.) benutzt, von Färbungen ausser Safranin und Gentiana besonders M. Heidenhain's Eisenhämatoxylintinction angewandt, endlich Sublimatpräparate auch progressiv (also ohne jedes Wiederausziehen der Farbe) mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt.

Der Vergleich der Präparate vom Rind zeigte sofort, woran zum grossen Theil die Differenz der Befunde liegt. v. Lenhossék hat, wie es scheint, nur dieses Thier untersucht. Bei demselben sind nun in der That auffallender Weise, abweichend von den übrigen Thieren, die Körnergebilde in den Zellen relativ sehr klein, und es war gewiss motivirt, wenn v. Lenhossék nach diesem alleinigen Befund zu dem Schluss kam, dass sie mit den groben Körnerschollen der centralen Zellen nicht zu vergleichen seien. Es kommen beim Rind zwar auch Zellen mit etwas gröberen Körnern vor, sie sind aber, wie v. Lenhossék ebenfalls ganz richtig angiebt, selten. Endlich ist eine concentrische Anordnung der Körner in den bei weitem meisten Zellen beim Rind nicht ausgesprochen oder nur sehr undeutlich, obwohl ich sie, nach der Analogie der Verhältnisse bei den anderen Thieren, doch als vorhanden annehmen möchte.

Auch in den Zellen des menschlichen Ganglion Gasseri sind die Körner ziemlich klein, wenn schon vielfach grösser als in den meisten Zellen beim Rind.

Dagegen bei Kaninchen, Katze und Hund sind die Unterschiede zwischen grob- und feingranulirten Zellen viel ausgesprochener, die ersteren kaum weniger zahlreich als die letzteren. Die feingranulirten Zellen sind durchweg kleiner. Die Körnerschollen bestehen, bei starker Vergrösserung untersucht, aus einzelnen feinsten Körnern. Es lässt sich kein Grund sehen, weswegen man diese Schollen nicht mit denen der centralen Zellen gleichwerthig setzen sollte, da sie dieselbe Färbbarkeit besitzen und in den grobscholligen Zellen auch von ziemlich gleichen Dimensionen, manchmal auch grösser sind wie jene. Dann wird diese Gleichwerthigkeit aber wohl auch für die kleineren Körnergebilde, die beim Rind und beim Menschen vorkommen, zu gelten haben.

Eine Hauptsache ist nun aber, dass in den Zellen aller untersuchten Thiere ausser diesen Körnern auch Fäden vorkommen. Dies muss ich v. Lenhossék gegenüber ganz bestimmt aufrecht halten und belege es hier durch eine Anzahl

Figuren (Fig. 3—12, 14—15). Sie sind beim Rind nicht minder deutlich als bei den übrigen Thieren, ja noch deutlicher, da hier nicht so viel gröbere Körner ihre Ermittelung stören. Am klarsten präsentiren sie sich an Eisenhämatoxylinpräparaten, die in der Eisenlösung so weit wieder ausgezogen sind, dass sie blass blaugrau aussehen (Fig. 3, 4, 8—12). Man kann die Fädchen zwar auch an dickeren Schnitten erkennen, thut aber besser dafür solche zu wählen, die nur wenige Mikren dick sind, wo man dann natürlich nur kürzere Fädenbruchstücke erhält. Ich kann meine frühere Beschreibung dieser Gebilde nur wiederholen. Die Fädchen stehen jedenfalls vielfach, wenn nicht durchweg, mit den Körnerhaufen in Verbindung und es macht mir den Eindruck, als ob letztere nur Ein- oder Auflagerungen von tingirbaren Granulis an den Fäden wären. Letztere haben, wie ich früher beschrieb, geknickte, wellige Verläufe. An stärker ausgezogenen Präparaten kann man diese Verläufe sehr gut verfolgen und sehen, dass sie nicht eben „minimal kurz“ sind, wie v. Lenhossék meine Beschreibung aufgefasst hat, man ist aber nicht in der Lage zu entscheiden, ob sie etwa ein zusammenhängendes Netzwerk bilden: bei stark extrahirten Präparaten thun sie dies nicht, aber es kann hier durch die Ausziehung streckenweise Farbe aus ihnen entfernt sein; und bei nur progressiv gefärbten Präparaten (Fig. 5) sind wiederum die Bilder weniger klar, da hier eben Alles gefärbt ist, die körnerhaltigen Strecken stärker, die körnerlosen blasser, und man zufrieden sein muss, einzelne Fadenzüge der letzten Art eine Strecke weit verfolgen zu können.

Ausser den Körnergebilden und Fäden existirt in der Zelle eine interfilare, kaum färbbare Zwischensubstanz, welche mir bei verengter Blende mehr einen feingranulirten, als einen schaumigen Eindruck macht; doch wage ich nicht zu entscheiden, ob diese Granulirung Reagentienprodukt oder Natur ist.

Zum Vergleich habe ich auch Ganglien in Alkohol gehärtet, mit dem ja v. Lenhossék seine Bilder gewonnen hat. Ich hatte den Alkohol schon bei meinen früheren Arbeiten benutzt (a. a. O.) und damit wesentlich das Gleiche gesehen wie es hier beschrieben ist, also Körner und Fäden, nur blasser und zarter als mit Chromsäure und Sublimat. Mein jetziges Ergebniss ist dasselbe. Es wurden Ganglien vom Rind drei Tage in 90 procentigem, allmählich verstärkten Alkohol gehärtet, geschnitten (theils Paraffin

theils Celloidin) und die Schnitte einige Stunden mit dünnem Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt. Auch diese Präparate zeigen die Fäden, allerdings blasser als die Sublimatobjekte; ich verzichte darauf, solche Bilder zu zeichnen, da sie eben durchaus nichts Anderes bieten, als jene. — Ich habe auch die Thioninfärbung von Alkoholpräparaten, in der Weise, wie sie v. Lenhossék benutzte, versucht; auch hier finde ich geknickt verlaufende feine Fadenstränge in den Zellen gefärbt, die vielfach allerdings nur den Eindruck von Körnchenreihen machen. Die grösseren Körnerschollen (das Ganglion war von der Katze und die Zellen enthielten also solche) sind nicht zu sehen und wohl extrahirt. Uebrigens sind in diesen Präparaten die Zellen stark geschrumpft und es mag sein, dass ich kein besonderes Glück mit der Methode gehabt habe; ich glaube auch gewiss, dass v. Lenhossék's Alkohol-Thionin-Präparate und Alkohol-Magenta-Präparate so aussehen werden, wie er sie beschreibt. Aber ich sehe nicht, wie sie zur Beurtheilung der Structur maassgebend sein können. Denn es handelt sich ja bei diesen Methoden um Extractionsfärbungen, und wenn sie in der That nur Körnchen gefärbt und die Fädchen unsichtbar lassen, so muss man meines Erachtens eben die übrigen Methoden, welche auch letztere zeigen, für vollkommener ansehen.

Die von v. Lenhossék erwähnte Erscheinung, dass beim Rind der centrale Theil der Ganglienzelle dichtere Lage der Körner zeigt, als der periphere, finde ich hier und da einigermaassen ausgesprochen; etwas besonders Typisches aber kann dies wohl nicht sein, da bei den anderen Thieren davon nichts zu finden ist.

Bei der Katze, dem Kaninchen und dem Hund sind, wie schon erwähnt ist und wie die Abbildungen Fig. 1 und 2 hier zeigen, die kleineren Zellformen durchweg dichter gebaut, dunkler und stärker färbbar. Bei den kleinsten, dunkelsten Exemplaren ist es oft nicht mehr möglich, zwischen den dichten Körnern noch Fädchen auszumachen, doch zweifle ich nicht, dass sie auch hier vorhanden sind, da sie sich in den Zwischenformen (z. B. Fig. 15) ganz gut sehen lassen. Beim Rind und auch beim Menschen sind die Unterschiede der Zellen in Bezug auf Grösse und Dichtigkeit des Baues weniger bedeutend.

Ich habe noch zu erwähnen, dass alle genannten Reagentien

bei den meisten der Ganglienzellen Schrumpfungen in wechselndem Grade verursachen (Fig. 15, manche Zellen in Fig. 1 und 2). Dies ist schon in meiner früheren Arbeit erwähnt, und wird auch von v. Lenhossék (p. 164) berücksichtigt. Er hält die um die Zelle entstehende Spalte nicht ganz für ein Kunstprodukt, da ein feiner, die Ernährung der Zelle vermittelnder lymphatischer Raum zwischen ihr und der Kapsel vorhanden sein müsse. Ich möchte doch meinen, dass man es mit Artefacten zu thun hat, weil nämlich bei einzelnen Zellen dieser Raum in der That ganz fehlt, während er bei den meisten in allen Grössenabstufungen vorhanden ist. Wo die Erscheinung hochgradig ist, sind in dem breiten um die Zelle entstandenen Raum massenhafte Fädchen von der zusammengeballten Zelle zur Kapsel hinüber ausgepaart, wie man dies an manchen von Erik Müller's Abbildungen sieht. Jedenfalls constatire ich, dass diese Erscheinung sowohl durch Alkohol als durch die übrigen Reagentien bedingt wird, und, da sie wie gesagt bei manchen Zellen fehlt, nicht Anlass geben kann, die Structuren, welche diese Reagentien zeigen, in Verdacht zu stellen.

Die Existenz eines Fadenwerkes in den Zellen an den Präparaten steht also ausser Zweifel. Es könnte nun höchstens noch die Frage sein, ob dieses als ein Kunstprodukt der Reagentien anzusehen wäre. Bekanntlich hat Alfred Fischer kürzlich in Peptonlösungen etc. durch Fixirungsmittel Ausfällungen erzielt, die die Form theils von Körnchen, theils von netzigen Structuren haben. Dass es sich aber hier um Derartiges handeln könnte, ist nicht anzunehmen. Denn wenn es so sein sollte, so würde vorauszusetzen sein, dass Gerinnungen von dieser selben Form überhaupt in allen Nervenzellen auftreten, wenn wir Reagentien auf sie einwirken lassen. Am Schluss wird aber beschrieben, dass in centralen Nervenzellen bei gleicher Behandlung statt dessen gestreckt verlaufende Fibrillen sichtbar gemacht werden, während bei den Spinalganglienzellen stets die beschriebenen, unregelmässiger angeordneten Structuren erscheinen.

Die Polstelle hat Nissl zuerst näher mit den Worten beschrieben: „Der Fortsatz entspringt meist aus einem Hofe von vorwiegend ungefärbter Substanz, der an der Peripherie der Zelle (an einem Pol derselben) gelegen, sich gegen den übrigen Zell-

leib halbkreis- oder hufeisenförmig abgrenzt und zwar sieht der concave Rand der Begrenzungslinie gegen den Fortsatz, der in seinen centralen Theilen ebenfalls aus sich nicht färbender Substanz besteht, sich aber dadurch von der ungefärbten Zellleibessubstanz unterscheidet, dass er ein anderes Lichtbrechungsvermögen darbietet wie jene"[1]). v. Lenhossék[2]) bestätigt diese Darstellung. Er findet den Hügel — so wird die Anschwellung des Fortsatzes genannt, mit der dieser sich in die Zelle einpflanzt — homogen, nur bei starken Vergrösserungen von einem sehr zarten schaumartigen Gefüge, und stellt jede fibrilläre Structur in Abrede.

Damit ist das Verhalten an Alkoholpräparaten sehr gut beschrieben, so wenigstens finde ich es an den meinigen[3]); nur sehe ich mit starken Systemen nicht sowohl ein schaumiges als ein feingranulirtes Gefüge. — Anders aber an Sublimatpräparaten, die progressiv gefärbt sind. Hier sieht man eine ganz unverkennbare fibrilläre Streifung an der Eintrittsstelle der Nervenfaser. Bei meinen früheren Arbeiten hatte ich auf diesen Punkt und überhaupt auf die Eintrittsstelle noch nicht geachtet. F. Reinke theilte mir am Ende des letzten Jahres brieflich mit, dass er an Präparaten aus Hermann'schem Gemisch die fibrilläre Einstrahlung gesehen habe, und wollte das Verhalten in einer Arbeit, die vielleicht inzwischen erschienen ist, näher beschreiben. Ihm kommt also die Priorität dieses Befundes zu, den ich dann an den ersten, mit Hämatoxylin gefärbten Sublimatpräparaten gleichfalls gewann (Fig. 5, 6 und 12). Die faserige Einstrahlung liegt, soviel ich sehe, immer im peripheren Theil des Eintrittskegels, und soviel mir scheint, in zwei Systemen vertheilt, während die Mitte des Kegels eine mehr verworren-faserige Structur zeigt, keineswegs aber eine bloss körnige oder schaumige (Fig. 4, vgl. Erklärung). Da wir uns ja den Nervenfortsatz einer Spiralganglienzelle aus zwei Nervenfasern (Axencylindern) zusammengesetzt vorstellen können, so würde diese doppelte Faserung des Umfangs der Eintrittsstelle verständlich sein: die eine entspräche der einstrahlenden peripheren, die andere der austretenden cen-

1) Mittheilungen zur Anatomie der Nervenzelle. Zeitschrift für Psychiatrie Bd. 50.

2) A. a. O. S. 173.

3) Doch zeigt progressive Hämatoxylinfärbung auch an Alkoholpräparaten eine faserige Beschaffenheit der Fortsatzstelle.

tralwärts verlaufenden Nervenfaser. Ich glaube, dass es sich so verhält, möchte aber die Beschreibung noch mit Reserve geben; man kann natürlich das Verhalten nur an Schnittserien durch die Eintrittsstelle controlliren, wovon mir erst wenige vorlagen. Ich constatire aber jedenfalls, dass der fibrilläre Bau eines Theils des Kegels an Präparaten der genannten Art ausser Zweifel steht. — Hierbei mag zugleich bemerkt sein, dass auch die Axencylinder der Nervenfasern in den Ganglienschnitten eine deutliche (allerdings nur mit Oelimmersion ganz augenfällige) fibrilläre Structur zeigen, wo sie nicht geschrumpft sind und die Myelinröhren ganz ausfüllen. Allerdings kommen aber geschrumpfte Stellen sehr häufig (und an den Sublimatpräparaten vorherrschend) vor, an solchen ist der Axencylinder schmal und ganz geschwärzt. In den Myelinscheiden sieht man an solchen Präparaten ein feines geschwärztes Netzwerk, den Neurokeratingerüsten entsprechend. Bei Chromosmiumessigpräparaten sind die geschrumpften Stellen seltener, obschon immer noch recht reichlich, die Myelinscheiden sehen hier compact aus. In Fig. 13 ist aus solchem Präparat ein Faserstück mit fibrillärem Axencylinder gezeichnet.

Bei Sublimat-Eisenhämatoxylinpräparaten nach M. Heidenhain ist das beschriebene Verhalten an der Eintrittstelle der Nervenfaser keineswegs so deutlich, hier sieht dieselbe meistens fast homogen aus, ohne fibrilläre Structur, was wohl auf der Einwirkung der Extraction in der sauren Eisenlösung beruhen wird. Bei Chromosmiumessigsäurepräparaten [1]) sehe ich manchmal eine Andeutung der Fibrillenstreifung, aber lange nicht so deutlich als bei den Sublimatpräparaten mit progressiver Hämatoxylinfärbung.

Ich komme nun noch zur Besprechung der concentrischen Anordnung der Körnerschollen. v. Lenhossék hat dies Verhalten in seinen „Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches“ [2]) beschrieben, legt aber in seinem Buche (p. 166 und 168) keinen besonderen Werth darauf, weil er sie beim Rind nur äusserst selten deutlich findet.

1) Nach brieflicher Mittheilung hat Reinke die Fibrillen an Präparaten aus Hermann'scher Lösung deutlich gesehen.

2) Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 26, 1886, p. 370.

Dies ist für das Rind ganz zutreffend, und nach Präparaten von diesem allein würde man schwerlich daran denken, einen typischen Bau darin zu erblicken. Aber bei den anderen Thieren ist die Erscheinung einer concentrischen Anordnung der Körner um den Kern in so vielen Fällen bei den grösseren und mittelgrossen Zellen unverkennbar, dass ich es dennoch thun muss, und die anscheinende Seltenheit beim Rind nur darauf beziehen möchte, dass dort die Körner in den bei weiten meisten Zellen eben kleiner sind und dichter liegen, so dass es schon eine ganz bestimmte Schnittrichtung braucht, um einen Eindruck davon zu bekommen.

Die Spinalganglienzellen lassen sich bekanntlich nach His als ursprünglich bipolare Zellen auffassen, wie sie ja beim Fisch bleibend geformt sind; beim Säugethier sind die beiden Pole auf einen Punkt zusammengeschoben. Denken wir uns eine centrale Zelle von Spindelform, mit Körnerschollen durchsetzt, so werden diese auf einem, durch den Kern gehenden Querschnitt der Zelle eine etwa concentrische Anordnung um diesen zeigen. Denken wir uns eine solche Zelle so gebogen, oder richtiger im Laufe der Entwickelung so umgestaltet, dass die beiden Pole an einem Punkt des Umfangs zusammenkommen, so wird ein Querschnitt durch die Zelle, der senkrecht zur an diesem Pol eintretenden Doppelnervenfaser durch den Kern geht, um diesen her die Schollen gleichfalls in concentrischer Anordnung zeigen. Dass man diese nur in einer Minderzahl von Zellen erkennt, ist natürlich, da die Erscheinung nur dann ganz deutlich sein kann, wenn der Kern in einer ganz bestimmten Richtung vom Schnitt getroffen ist; die viel zahlreicheren tangentialen Schnitte, die an ihm vorbeigehen, werden entweder überhaupt nichts davon, oder eine etwa parallele Anordnung der Schollen zeigen. Und wo die Zellen gross und die Körner relativ klein sind und dabei dicht liegen, wie beim Rind, wird man am wenigsten Gelegenheit haben, etwas davon wahrzunehmen.

Ich berühre diesen Gegenstand hier nur kurz, weil F. Reinke (nach brieflicher Mittheilung) eine nähere Behandlung desselben beabsichtigte; und will nur noch bemerken, dass die neue Ermittelung v. Lenhossék's, nach welcher beim Frosch das Centrosom der Mittelpunkt der dort sehr deutlichen concentrischen Anordnung ist, gewiss geeignet ist, diese auch bei Säugethieren

als typisch erscheinen zu lassen. Denn wenn auch beim Säugethier Centrosom und Sphäre nicht im Zellenleib gelegen sein, sondern wie v. Lenhossék vermuthet, das dynamische oder vielleicht auch morphologische Aequivalent desselben hier in den Kern verlagert sein sollte, so ergäbe sich auch so die Möglichkeit einer Beziehung desselben zu einer concentrischen Anordnung.

Nach Kenntnissnahme dieser eben erschienenen sehr interessanten Mittheilung[1]) habe ich gesucht, ob sich etwas ähnliches bei den untersuchten Säugethierzellen finden lässt, habe bis jetzt aber (ebenso wie ja auch v. Lenhossék selbst) hier nur negative Ergebnisse gehabt.

Im Anschluss mögen hier noch einige Bemerkungen über den Bau centraler Nervenzellen Platz finden, wobei ich mich aus eigener Untersuchung allerdings bis jetzt nur auf die Zellen der Vorderhörner im Rückenmark beziehen kann.

Die Arbeiten Nissl's haben zur Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher besonders auf die Körnerschollen dieser Zellen gelenkt, welche ich in der im Eingang citirten Arbeit bereits kurz beschrieb. Diese Schollen haben, wenigstens in den Vorderhornzellen, vielfach eine längsparallele Anordnung in Bezug auf den Zellkörper und auf seine Hauptfortsätze; und Nissl hat in seinen ersten Arbeiten darzuthun gesucht, dass diese Anordnung bei Betrachtung der ganzen Zelle eine Max Schultze'sche Fibrillenstructur vortäusche, eine solche aber nicht existire oder doch nicht erwiesen sei. In gleichem Sinne spricht sich v. Lenhossék aus. Er findet in der „Grundmasse" der Zelle, der Substanz zwischen den Schollen, keinen fibrillären Bau, sondern ein sehr zartes netz- oder schaumartiges Gefüge.

Ich zweifle gewiss nicht, dass die von ihm angewandte Methode dies und nichts anderes gezeigt hat; möchte aber nach meinen eigenen Prüfungen doch daran festhalten, dass neben diesen Schollen noch eine feine streifige Structur des Zellleibes von im Ganzen längsparalleler Anordnung existirt. Ich gebe

1) M. v. Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Sitzungsber. der Würzburger Phys. med. Gesellsch. 95, 18. Juli.

zu, dass ich an gefärbten Alkoholpräparaten nichts davon sehe, und dass es mir auch bisher nicht gelingen wollte, nach irgend einer anderen Behandlung Fibrillen durch Färbung darzustellen. Aber an sehr feinen Schnitten von Sublimatpräparaten sehe ich in den Fortsätzen und an ihren Abgangsstellen in der blassen Substanz zwischen den Körnerschollen deutlich eine sehr feine, ziemlich parallele Streifung (Fig. 16 und 17). Es versteht sich von selbst, dass dies nur an Schnitten gelingt, die der Richtung des Fortsatzes parallel sind, sonst erhält man natürlich Schräg- oder Querschnittchen; und ebenso, dass man solche Dinge nur mit verengerter Blende erkennen kann. Es ist ganz möglich, dass dieser faserige Bau auch durch den Mittelkörper der Zelle hindurchgeht, aber ich kann es noch nicht sicher ausmachen, weil man an einem sehr feinen Schnitt eben niemals die Faserung auf längere Strecke in der Schnittebene hat. An gröberen Schnitten aber verdecken die Körnerschollen das Détail zu sehr.

Uebrigens möchte ich noch darauf hinweisen, dass Gustav Mann in sympathischen Ganglienzellen [1]) und, soviel ich entnehmen kann, überhaupt in Nervenzellen [2]) durchaus die Existenz von Fibrillen annimmt; in den sympathischen Zellen schildert er sie als in Bündeln verlaufend, und aus einem Fortsatz in den anderen verfolgbar. Mann citirt (am zweiten Ort) auch verschiedene Methoden zur Färbung oder Verdeutlichung der Fibrillen, obwohl er sagt, dass es ihm noch nicht gelungen sei, diese separat zu tingiren.

Ich darf ferner nach einer freundlichen brieflichen Mittheilung Nissl's anführen, dass derselbe gegenwärtig an dem Vorhandensein eines fibrillären Baues der Nervenzellen keineswegs zweifelt.

Wenn ein solcher existirt, wie also auch ich es annehme, so haben wir bei den centralen — speciell den motorischen Vorderhornzellen — und den Spinalganglienzellen den Unterschied, dass die Fibrillen bei den ersteren einen im Ganzen gestreckten

---

1) Histological changes in duced in sympathetic, Motor, and sensory nerve cells by functional activity. Prelim. note, Scottisch microscop. society, May 18, 94.

2) Ueber die Behandlung der Nervenzellen für experimentell-histologische Untersuchungen. Zeitschr. f. wissensch. Microscopie, B. 11, H. 4, 18. März 95.

Verlauf in der Zelle nehmen, bei den letzteren aber nur an der Polstelle einen solchen haben, im grössten Theil des Zellkörpers dagegen eine mehr geknickte oder wellige Anordnung besitzen. Hierzu gehört allerdings noch die Hypothese, dass dieses wellige Fadenwerk mit der faserigen Einstrahlung am Polkegel in Zusammenhang steht, was sehr schwer auszumachen ist und was ich nicht behaupten kann, wogegen aber, so viel ich sehe, nichts spricht.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX.

Fig. 1. Theil eines Spinalganglienschnittes bei schwacher, Fig. 2 bei mittelstarker Vergrösserung (Leitz 7), um die Durcheinandermischung der grösseren, helleren und scheckigen, und der kleineren dunklen Zellen zu zeigen, nach Sublimat-Eisenhämatoxylinpräparaten. Mehrere Zellen in Fig. 1, und zwei in Fig. 2 (links unten) zeigen die concentrische Anordnung der Körnerschollen. Fig. 2 verdeutlicht, dass das dunkle Ansehen der kleineren Zellen auf grösserer Dichtigkeit und Feinheit der Körner beruht. — In vielen Zellen sind die Kerne nicht getroffen, manche nur eben tangential angeschnitten.

Fig. 3. Eine feinkörnige und eine gröber körnige Zelle, Kaninchen, Sublimat-Eisenhämatoxylin. Wie die meisten folgenden mit Zeiss Apochrom. 2 mm 1,40, Comp. Oc. 6 gezeichnet. Es ist nur ein Theil der Fädchen und der Körner wiedergegeben.

Fig. 4. Etwas grobscholligere Zelle, ebenso; noch etwas weniger gezeichnet. Rechts ist die Polstelle getroffen, aber im Querschnitt, sodass man nur Schief- und Querschnittchen der faserigen Einstrahlung sieht.

Fig. 5. Schnitt durch eine Spinalganglienzelle vom Kaninchen, Eintrittsstelle der Nervenfaser peripher getroffen: fibrilläre Ausbreitung des Axencylinders in die Zelle. Sublimat, progressive Hämatoxylinfärbung (vgl. Text). Der Schnitt ist einer von vieren der Serie, welche durch die Eintrittstelle gehen; nur er und der nächste enthalten die fibrilläre Einstrahlung. Der Kern ist nicht durch die Mitte getroffen, deshalb klein.

Fig. 6. Eintrittstelle mit fibrillärer Einstrahlung wie die vorige Figur. Behandlung ebenso.

Fig. 7. Tangentialer Schnitt durch die fibrilläre Einstrahlung an einer Zelle, der Schnitt hat noch einen kleinen Theil der körnerhaltigen Zellsubstanz mitgefasst. Gleiche Behandlung.

Fig. 8, 9, 10 von der Katze, Theile des Zellleibes, in denen die Fädchen, soweit sie in den sehr dünnen Schnitten enthalten, eingezeichnet sind. Figur 9 aus einer grob- und dicht-scholligen Zelle. Sublimat-Eisenhämatoxylin. Im oberen Theil von Figur 10 ist die fragliche körnige Structur der Interfilarmasse angedeutet.

Fig. 11. Ebenso, vom Rind. Links Eintrittstelle der Nervenfaser, durch die Mitte geschnitten. Ebenso behandelt.

Fig. 12. Vom Rind, Sublimat, progressive Hämatoxylinfärbung. Eintrittstelle mit fibrillärer Einstrahlung.

Fig. 14. Eine grobschollige Zelle mit deutlich concentrischer Structur, Chromsäure. Katze.

Fig. 15. Eine kleinere, dichtgebaute Zelle, Kaninchen, Sublimat-Eisenhämatoxylin, in der die Körner und Fäden, sowie die concentrische Structur noch erkennbar sind. Sublimat-Eisenhämatoxylin.

Fig. 16. Aus dem Rückenmark des Dorsches, Sublimat-Eisenhämatoxylin, sehr feine Schnitte durch Abgangsstellen von Fortsätzen von Nervenzellen. Schollen und fibrilläre Structur.

Die Structur der Nervenzellen der Retina.

Von

A. S. Dogiel,
Professor der Histologie an der Universität St. Petersburg.

Hierzu Tafel XX.

In letzter Zeit hat die Frage über die Structur der Nervenzellen wiederum das Interesse vieler Forscher erregt, welche sich mit dem Studium des Nervensystems beschäftigen, und dank den Arbeiten Nissl's[1]) und der von ihm in die histologische Technik

1) Fr. Nissl, Ueber die Untersuchungsmethoden der Grosshirnrinde, ref. im Neurolog. Centralbl. Jahrg. 3, 1885. Ueber den Zusammenhang von Zellstructur und Zellfunktion. Tagebl. d. Naturforschervers. zu Köln, 1889. Die Kerne des Thalamus beim Kaninchen, Tagebl. d. Naturforschervers. zu Heidelberg, 1890. Mittheilungen zur Anatomie der

eingeführten Färbmethode der Nervenzellen ist unsere Kenntniss in dieser Hinsicht jetzt bedeutend fortgeschritten.

Die frühere, von M. Schultze aufgestellte Lehre über die fibrilläre Structur der Zellsubstanz der Nervenzellen ist gegenwärtig, dem Anscheine nach, durch eine andere ersetzt, nach welcher das Vorhandensein von Fibrillen in dem Sinne, wie M. Schultze sie noch annahm, nicht mehr anerkannt wird.

Nissl und nach ihm eine ganze Reihe von Forschern (Schaffer [1]), Quervain [2]), Lenhossék [3]) u. And.), welche seine Färbmethode anwandten, haben gezeigt, dass zu dem Bestande verschiedener Zellen des Centralnervensystems (der motorischen Zellen, der Purkinje'schen Zellen, der grossen Zellen des Ammonhorns u. s. w.) zwei von einander ganz verschiedene Substanzen gehören, — färbbare und nicht färbbare. Die erstere Substanz kann je nach dem Orte, von wo die gegebene Nervenzelle herstammt, in Körnern verschiedener Grösse und Gestalt erscheinen, als Körnergruppen, Körnerreihen oder Körnerfäden, welche wieder aus kleinen Körnern zusammengesetzt sind u. s. w.; die zweite Substanz besteht, dem Anscheine nach, aus hellen sich nicht färbenden Pünktchen, welche den Zellen, wie Lenhossék sagt, ein schaum- oder wabenartiges Aussehen geben. In einem seiner letzten Artikel macht Nissl sogar den Versuch, auf Grund dessen, je nach dem, in welcher Form die sich färbende Substanz in den Nervenzellen auftritt, in Form eines Netzes, in Streifen, kleinen Körnchen u. s. w., die Zellen des

---

Nervenzelle, Allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 50, 1894. Ueber eine neue Untersuchungsmethode der Centralorgane speziell zur Feststellung der Lokalisation d. Nervenzellen, Centralblatt f. Nervenheilkunde u. Psychiatrie, Bd. 17, 1894. Ueber Rosin's neue Färbmethode des gesammten Nervensystems etc. Neurolog. Centralbl., Jahrg. 13, 1894. Ueber die Nomenklatur in der Nervenzellenanatomie und ihre nächsten Ziele, Neurologisches Centralblatt, Jahrg. 14, Nr. 2 u. 3, 1895.

1) K. Schaffer, Kurze Anmerkung über die morphol. Differenz des Axencylinders im Verhältnisse zu den protopl. etc., Neurolog. Centralblatt, Jahrg. 12, 1893.

2) F. Quervain, Ueber die Veränderungen des Centralnerven systems bei experimenteller Kachexia thyreoptiva der Thiere, Virchow's Archiv, Bd. 133, 1893.

3) M. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, Berlin, 1895.

Centralnervensystems in mehrere gesonderte Gruppen einzutheilen.

Ohne auf eine genaue Beschreibung aller Data, die hinsichtlich der Structur der Zellen des Centralnervensystems mit Hülfe der Färbung nach der Methode Nissl's gewonnen worden sind, näher einzugehen, da das die Grenzen dieses Artikels überschreiten würde, bemerke ich nur, dass die Mehrzahl der Forscher der neuesten Zeit im Körper der Nervenzellen das Vorhandensein von Fäden bestreitet, welche, wie es M. Schultze, Ranvier u. And. annahmen, aus dem Körper einer jeden Zelle in deren Fortsätze übergehen sollen, von dessen Richtigkeit mich jedoch sowohl meine früheren, wie auch gegenwärtigen Beobachtungen überzeugt haben.

Einige Forscher, namentlich Schaffer und Lenhossék, finden ausserdem, dass man bei Benutzung der Nissl'schen Färbmethode die Möglichkeit erlangt, äusserst deutlich den Unterschied in der Structur des Axencylinders und der Protoplasmafortsätze der Nervenzellen wahrzunehmen: die chromophilen Körperchen befinden sich in unbedeutender Anzahl in den Protoplasmafortsätzen, wo sie das Aussehen von schmalen, langen und am Ende zugespitzten Stäbchen annehmen, während der Axencylinderfortsatz selbst, sowie auch die konusartige Verdickung, mit welcher er von der Zelle ausgeht, diese Körperchen nicht enthält und ganz homogen erscheint; die gleichmässige Basis des Konus theilt sich von der granulirten Masse des Zellkörpers durch eine concave, scharf begrenzte Linie ab, in Folge dessen man ohne Mühe den Anfang des Axencylinderfortsatzes von den Protoplasmafortsätzen der Zelle unterscheiden kann. In diesem Unterschiede in der Structur zwischen dem Axencylinder und den Protoplasmafortsätzen sehen die obengenannten Forscher noch eine Bestätigung zu Gunsten der Meinung, dass der Axencylinder nicht als Bestandtheil, sondern nur als Product der Nervenzelle angesehen werden darf, während die Dendriten im Gegentheil mit dem Zellkörper eigentlich eins sind und zum Zellkörper gehören. In einem meiner[1]) früheren Artikel habe ich darauf

1) A. Dogiel, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältniss ihres Axencylinder-(Nerven-)Fortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen (Dendriten), Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XLI, 1893.

hingewiesen, dass in den Nervenzellen der Retina, welche von Methylenblau gefärbt werden, die fibrilläre Structur deutlich zu Tage tritt. In Anbetracht der soeben angeführten Thatsachen über die Structur der Nervenzellen erregte es mein Interesse, mich davon zu überzeugen, ob wirklich die von mir in den Nervenzellen der Retina beschriebenen Fäden, Fibrillen, existiren, oder ob sie nichts anders darstellen als Körnerreihen einer chromophilen Substanz. Auf das Nichtvorhandensein von dergleichen Fibrillen weisen, dem Anscheine nach, die noch nicht publicirten Beobachtungen L. Bach's hin, deren Resultate Lenhossék[1]) in folgender Weise resumirt: „Ich will es aber nicht unerwähnt lassen, dass nach noch unveröffentlichten Untersuchungen, die Herr Privatdocent L. Bach hier unlängst mit Hülfe der Thionin und der Nissl'schen Färbung an den Ganglienzellen der Netzhaut vorgenommen hat, diese durchaus keine fibrilläre Zusammensetzung haben, sondern im Wesentlichen einen ähnlichen Bau, wie er in den verschiedensten Modificationen den anderen Nervenzellen des Centralnervensystems zukommt. Auch sie bestehen aus einer schwach färbbaren Grundsubstanz und darin eingeschlossen aus stark tingibeln Knötchen, welch' letztere sich in den Anfangstheil der Dendriten, nicht aber in den Nervenfortsatz erstrecken."

Alles das bewog mich, noch einmal die Structur der Nervenzellen der Retina zu untersuchen, zu welchem Zweck ich die Netzhaut der Vögel (Eule, Adler u. and.) erwählte. Bei der Färbung der Retina mit Methylenblau nach der von mir veränderten Methode bemerkte ich, dass dieses Färbmittel es ermöglicht, ausserordentlich deutlich und klar die Bestandtheile der Nervenzellen zu erkennen, und wenigstens hinsichtlich der Retina die Färbmethode Nissl's vollständig ersetzt[2]). Ich werde meine Färbmethode hier nicht weiter auseinandersetzen, da sie bereits in meinen früheren Artikeln genügend genau beschrieben worden ist, — ich füge nur Folgendes hinzu: die Retina muss mit der Nervenfaserschicht dem Beobachter zugewandt auf das Objectiv-

---

1) L. c. p. 146.

2) Ich bemerke, dass dies nach den im I. Berliner anatomischen Institute von den Herren Dr. E. Flatau und Prof. Dr. Argutinsky (Kasan) gewonnenen Erfahrungen auch für die Nervenzellen des Gehirns und Rückenmarkes gilt. Waldeyer.

glas gelegt werden, damit mit der Retina stets eine grössere oder geringere Menge vom Glaskörper in Verbindung bleibe und die Methylenblaulösung mit der Netzhaut nicht in unmittelbare Berührung komme. Gewöhnlich genügt eine Einwirkung einer $^1/_{10}$—$^1/_{16}$ % Lösung von Methylenblau innerhalb 20—40 Minuten, damit viele Nervenzellen der inneren und der mittleren gangliösen Schicht der genannten Haut die gehörigen Färbungen erlangen.

Zur genaueren Bestimmung der Zeitdauer, wann das Präparat fixirt werden soll, ist es am besten, nach gewissen Zeitintervallen das Präparat, ohne es natürlich mit einem Deckgläschen zu bedecken, unter dem Mikroskop mit schwachen Objectiven zu betrachten. Die der Retina auf dem Objecträger einmal gegebene Lage darf während der ganzen Färbungszeit nicht verändert werden. Ferner muss das Fixiren des Präparats mit der Lösung von pikrinsaurem Ammoniak [1]) auf dem Objektträger selbst durch einige (5—6) Tropfen der genannten Lösung im Verlaufe von 3—4 Stunden geschehen, wonach zu der pikrinsauren Ammoniaklösung einige Tropfen einer Mischung dieser Lösung mit Glycerin hinzugefügt werden, worauf das Präparat 18—20 Stunden stehen gelassen wird; nach Verlauf dieser Zeit wird dasselbe endgültig in die genannte Mischung eingeschlossen.

Es ist selbstverständlich, dass man oft die Färbemethode ein wenig verändern muss — stärkere oder schwächere Lösungen des Methylenblaus benutzen, sie kürzere, oder, im Gegentheil, längere Zeit einwirken lassen muss u. s. w. Alle diese Details bei der Färbung, von deren pünktlicher Anwendung nicht selten das Gelingen der Färbung selbst abhängt, sind schwer zu beschreiben und können nur durch langjährige Erfahrung kennen gelernt werden. Wahrscheinlich ist hierin auch der Grund der Meinungsverschiedenheiten über die Resultate der Untersuchungen verschiedener Beobachter, welche an einem und demselben Objecte und nach ganz gleicher Methode arbeiten, zu suchen.

Meiner Meinung nach besitzt die in Kürze angeführte Methode, die Structur der Nervenzellen zu erforschen, wenigstens

---

1) Das pikrinsaure Ammoniak, welches zur Bereitung der Fixirlösung dient, muss Form von ziemlich grossen nadelförmigen Krystallen von orange r oder gelber Farbe haben.

hinsichtlich der Retina, viel grössere Vorzüge als die Methode Nissl's. Wenn wir die erstere anwenden, so unterziehen wir erstens die Zellen nicht der complicirten Behandlung, welcher sie bei der Färbung nach der Methode Nissl's unterworfen werden, und ausserdem erfolgt die Tingirung gewisser Bestandtheile der Zelle noch bei deren Leben, denn man kann kaum annehmen, dass in einer so kurzen Zeit, wie 20—40 Minuten, bei Einhaltung von zur Erhaltung des Lebens der Zellen günstigen Bedingungen, ein vollständiges Absterben derselben erfolgen sollte. Zu Gunsten der Annahme, dass die Färbung noch beim Leben der Zelle erfolgt, spricht im gegebenen Falle auch der Umstand, dass einige Zellen schon nach 5—10 Minuten, vom Anfang der Färbung an gerechnet, vollständig gefärbt erscheinen, und wenn ich die Färbung 20—40 Minuten lang fortsetzte, so geschah dieses nur deshalb, um möglichst viel Zellen gefärbt zu erhalten. Zweitens gewährt ferner die genannte Färbmethode die Möglichkeit, die ganze Zelle mit allen ihren Fortsätzen in vollständiger Integrität zu beobachten, wobei man fast in jeder Zelle ohne Mühe den Axencylinderfortsatz aufsuchen und ihn in der Schicht der Opticusfasern der Retina weit verfolgen kann. Drittens endlich ist diese Färbungsmethode verhältnissmässig einfach und erfordert keinen grossen Zeitverlust.

Anfangs bediente ich mich zur Erforschung nur der Structur der grossen multipolaren Zellen der inneren gangliösen Schicht der Retina der Eule, des Falken und des Adlers. Die langen Protoplasmafortsätze der genannten Zellen verzweigen sich in der inneren reticulären Schicht in einem Niveau und bilden ein dichtes Geflecht, welches sich ungefähr im unteren Drittel der genannten Schicht befindet. Der Axencylinderfortsatz beginnt mit einer grossen konusförmigen Verdickung unmittelbar vom Zellkörper oder aus irgend einem Protoplasmafortsatze der Zelle; er krümmt sich unter einem Winkel, tritt in die Nervenfaserschicht ein, wo er Markscheide erhält und kann eine lange Strecke weit verfolgt werden. Die beschriebenen Zellen gehören zu einem besonderen Typus von Zellen der inneren gangliösen Schicht und erinnern ihrer Form und Grösse nach in gewissem Grade an die motorischen Zellen des Rückenmarks.

Gewöhnlich kann man wahrnehmen, dass nicht alle diese Zellen sich gleichzeitig färben, sondern dass anfangs nur eine

kleine Anzahl derselben tingirt wird, darauf nimmt diese Anzahl immer zu. In Folge dessen finden wir an jedem Präparate unter den Zellen eines gegebenen Typus solche von verschiedenen Perioden der Einwirkung des Methylenblaus und erlangen die Möglichkeit, Schritt für Schritt zu beobachten, welche Bestandtheile des Zellkörpers zu allererst der Färbung unterworfen werden und wie nach und nach, je nach der Dauer der Einwirkung der Färbsubstanz auf die Zellen, immer neue und neue Bestandtheile des Zellkörpers hervortreten. Die ganze Einwirkungszeit des Methylenblaus auf die Zellen des gegebenen Typus, im Verlaufe welcher sich allmählich das Bild des inneren Baues dieser oder jener Zelle verändert, kann man am geeignesten in drei gesonderte Perioden eintheilen. In jeder Periode erfolgt die Färbung nur gewisser Bestandtheile des Zellkörpers und demgemäss erhält die Zelle ein anderes Aussehen.

Die Färbung der Zelle beginnt meistentheils am Zellkörper selbst und geht dann allmählich auf dessen Fortsätze über, oder seltener, sie beginnt zuerst von den Protoplasmafortsätzen oder dem Axencylinderfortsatze aus und wird durch dieselben auf den Zellkörper übertragen, oder aber endlich, die Färbung des Zellkörpers sowohl, als auch von dessen Fortsätzen erfolgt gleichzeitig. In ersteren beiden Fällen wird die Zelle ungleichmässig gefärbt und je nachdem, welche Theile der Zelle zuerst gefärbt werden, erscheinen diese Theile am Schlusse der gegebenen Periode intensiver gefärbt. In letzterem Falle schreitet die Färbung der Zelle selbst, sowie ihrer Fortsätze mehr oder weniger gleichmässig auf die Zelle fort.

I. Periode (Fig. 1). Zu Anfang dieser Periode der Färbung bemerken wir gewöhnlich, dass im Zellkörper zu allererst eine geringe Anzahl sehr kleiner blau gefärbter Körnchen erscheint, welche sich meistentheils im Centraltheil der Zelle um den Kern concentriren, während im übrigen Theil des Zellkörpers gar keine oder nur vereinzelte Körnchen angetroffen werden (Fig. 1 *A*). Einige Körnchen erscheinen intensiver gefärbt, andere schwächer. Die Anzahl der durch das Methylenblau sich färbenden Körnchen nimmt allmählich immer zu, — sie erscheinen nicht nur in der peripherischen Schicht des Zellkörpers, sondern auch in den Protoplasmafortsätzen und in der konusförmigen Verdickung, mit welcher der Axencylinderfortsatz anfängt; schliesslich erscheint

der ganze Zellkörper mit einer unzählbaren Menge solcher Körnchen angefüllt, in Folge dessen die Zelle selbst ein körniges Aussehen erlangt.

In diesem Stadium der Färbung, wann die ganze Zelle körnig erscheint, kann man dennoch wahrnehmen, dass in der peripherischen Zone des Zellkörpers, wie auch in den dicken Protoplasmafortsätzen und in dem Konus des Axencylinderfortsatzes eine viel geringere Anzahl Körnchen vorhanden ist, als in dem centralen Theil des Zellkörpers (Fig. 1 *A*).

Die Breite der heller bleibenden peripherischen Zone ist nicht in jeder einzelnen Zelle eine gleiche: an den Stellen, wo die Protoplasmafortsätze und der Axencylinderfortsatz von der Zelle ausgehen, erscheint diese Zone breiter, an den übrigen Stellen aber oft sehr schmal. Von dem stärker gefärbten Theil des Zellkörpers zeichnet sich die hellere peripherische Zone zuweilen durch eine nicht besonders scharf begrenzte krumme Linie ab.

Die zwischen den Körnchen vorhandenen Zwischenräume sind, dem Anscheine nach, mit einer gleichmässigen Grundsubstanz ausgefüllt, welche ganz ungefärbt bleibt. In dem mittleren Theil der Zelle und um den Kern herum sind die mit der Grundsubstanz angefüllten Zwischenräume kaum bemerkbar, in der peripherischen Zone, in den Protoplasmafortsätzen und in dem Konus des Axencylinderfortsatzes dagegen sind sie viel grösser.

Auf solche Weise ist die sich färbende chromophile Substanz, wie auch die sich nicht färbende Grundsubstanz in der Zelle ungleichmässig vertheilt: erstere concentrirt sich vorzugsweise im mittleren, centralen Theil des Zellkörpers, die letztere aber befindet sich in grösserer Menge in der peripherischen Zone der Zelle, in den Protoplasmafortsätzen und im Konus des Axencylinderfortsatzes.

Gewöhnlich findet in der beschriebenen Zeit der Zellenfärbung in der Vertheilung der chromophilen Körnchen keine Regelmässigkeit statt: die Zelle erscheint anfangs mehr oder weniger körnig (Fig. 1 *A*), aber bald darauf verändern die Körnchen ihre ursprüngliche Lage und fangen an sich in Reihen, Fäden, zu vertheilen, wobei einige Körnchen sich oft ein wenig

verlängern und das Aussehen von kurzen Stäbchen mit zugespitzten Enden annehmen (Fig. 1 *B*, *C*). Die Fäden, welche aus solchen Körnchen zusammengesetzt sind, durchkreuzen sich im Zellkörper in verschiedenen Richtungen, begeben sich sodann einander mehr oder weniger parallel zu den Polen der Zelle und treten sowohl in die Protoplasmafortsätze, wie auch in den Konus des Axencylinderfortsatzes ein (Fig. 1 *B* und *C*). In den Protoplasmafortsätzen liegen die Körnchenreihen in allen dicken Aestchen fast dicht bis zu den Endverzweigungen, welche das Aussehen von sehr feinen, varicösen Fäden haben; im Axencylinderfortsatz kann man sie nur bis zur Spitze des Konus, mit welchem er von der Zelle oder von einem Protoplasmafortsatze aus beginnt, deutlich wahrnehmen.

In dem mittleren Theil des Zellkörpers liegen die Körnchenreihen dichter bei einander, als in der peripherischen Schicht der Zelle und in deren Fortsätzen und lagern sich oft concentrisch um den Kern herum; bei Veränderung der Vocaldistanz kann man zuweilen deutlich wahrnehmen, dass sie über dem hellen, nicht gefärbten Kern verlaufen (Fig. 1 *B* und *C*). Dem Anscheine nach sind die Körnchenreihen im Axentheil der Protoplasmafortsätze einander mehr genähert, als an der Peripherie der letzteren. Gewöhnlich befinden sich die Körnchen, welche zum Bestand der Reihen gehören, so dicht aneinander, dass es oft, sogar bei starken Immersionen, fast unmöglich ist, die Zwischenräume zwischen ihnen zu unterscheiden und mit voller Bestimmtheit zu sagen, dass man im gegebenen Falle keine Fäden (Fibrillen), sondern nur eine Reihe mit einander nicht verbundener Körnchen vor sich hat.

Gleichzeitig mit der Veränderung der Lagerung der chromophilen Körnchen ändert sich auch das Aussehen der die Zwischenräume zwischen den Körnchenreihen ausfüllenden Grundsubstanz, welche in Form von hellen, nicht gefärbten Streifen erscheint. In Folge dessen scheint der ganze Körper der Zelle in verschiedenen Richtungen mit Reihen gefärbter Körnchen und, zwischen denselben, mit ungefärbten Streifen durchsetzt (Fig. 1 *B* und *C*).

Bald darauf verschwindet allmählich die soeben beschriebene Regelmässigkeit in der Lagerung der chromophilen Körnchen: die kleinen Körnchen fliessen gleichsam in grössere, intensiv ge-

färbte Körner zusammen, welche anfangs in geringer Anzahl zwischen den Körnchenreihen erscheinen, aber nach und nach nimmt ihre Anzahl in grösserem oder geringerem Maasse zu und schliesslich ist der ganze Zellkörper mit ihnen angefüllt, in Folge dessen die Zellsubstanz selbst ein grobkörniges Aussehen annimmt (Fig. 1 *D*). Die Zwischenräume zwischen den grossen Körnern werden von kleinen Körnchen und der nicht gefärbten Grundsubstanz eingenommen.

Die chromophilen Körner befinden sich nicht nur im Zellkörper, sondern auch in den Protoplasmafortsätzen und im Konus des Axencylinderfortsatzes, wobei sie in den Fortsätzen und in der peripherischen Schicht der Zelle in geringerer Anzahl und ein wenig kleiner, als im mittleren Theil des Zellkörpers vorhanden sind (Fig. 1 *D*). Mit dem Erscheinen der chromophilen Körner im Zellkörper ist die erste Periode der Einwirkung des Methylenblaus beendigt.

Die ganze Periode kann man als „Granula-Periode" bezeichnen, da sie dadurch charakterisirt wird, dass die sich färbende Substanz der Nervenzellen die Form von Körnchen und Körnern annimmt.

Was den Kern der Zelle anbetrifft, so bleibt er in der Granula-Periode entweder ganz ungefärbt, oder er färbt sich gleichmässig schwach blau; ungefärbt bleibt nur die schmale peripherische Schicht des Kerns, welcher sich aus diesem Grunde von dem mittleren Theil des Zellkörpers durch diesen hellen Ring scharf abgrenzt. In dem Falle, dass der Kern gefärbt ist, kann man oft in demselben ein intensiver gefärbtes Kernkörperchen und einige Klümpchen Nucleïn wahrnehmen.

Hier muss ich bemerken, dass sowohl in dieser, wie auch in den übrigen Perioden der Einwirkung der Färbsubstanz der Kern, falls er sich überhaupt färbt, in den mit pikrinsaurem Ammoniak fixirten Präparaten immer eine violette Färbung mit mehr oder weniger starker rosa Schattirung annimmt, während die chromophile, sich färbende Substanz des Zellkörpers eine violette Färbung mit vorherrschend blauer Nüance erhält.

Die II Periode der Zellfärbung wird dadurch charakterisirt, dass in dieser Periode sowohl die Körnchen, wie auch die

Körner sich im Zellkörper in intensiv gefärbten Schollen von verschiedener Grösse und Form ansammeln, wodurch die Zelle ein fleckiges, oder nach der treffenden Bezeichnung Lenhossék's ein tigerfellartiges Aussehen erhält (Fig. 2). Die Form der chromophilen Schollen in verschiedenen Zellen des beschriebenen Typus und sogar in ein und derselben Zelle pflegt eine sehr mannigfaltige zu sein. Gewöhnlich erscheinen die Schollen als Gebilde von runder, ovaler oder unregelmässig eckiger Form, oder sie haben die Form von Kommas, Haken, Dreiecken, Vielecken, mehr oder weniger in die Länge gezogenen Spindeln u. a. (Fig. 2). Die beschriebenen Gebilde sondern sich entweder scharf von der schwach gefärbten oder ungefärbten Grundsubstanz der Zelle ab, oder sie erscheinen an ihrem Rande schwächer gefärbt, in Folge dessen ihr Contour auch nicht so klar hervortritt.

Die Grösse der chromophilen Schollen kann eine verschiedene sein: neben kleinen Schollen trifft man in ein und derselben Zelle, wie dieses aus Fig. 2 ersichtlich ist, Schollen von ziemlich bedeutendem Umfang an. So viel ich beobachten konnte, sind überhaupt die Schollen, welche sich im mittleren Theil des Zellkörpers befinden, grösser, als die in der peripherischen Schicht der Zelle vorhandenen, wobei diese Grösse, dem Anscheine nach, bis zu einem gewissen Grade von der Anzahl der Schollen abhängt — je mehr Schollen sich in einem Zellkörper vorfinden, desto kleiner sind sie und umgekehrt. Was ihre Anzahl betrifft, so ist dieselbe gewöhnlich im centralen Theil des Zellkörpers und um dessen Kern herum viel bedeutender, als in der peripherischen Schicht der Zelle.

Wenn man die Structur der Schollen mit starken Objectiven betrachtet, so kann man wahrnehmen, dass fast jede Scholle, ausgenommen nur die sehr kleinen Schollen, je nach ihrer Grösse, aus einer oder mehreren Gruppen von Körnern besteht, welche, wie schon oben bemerkt, am Schlusse der ersten Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf die Zelle, erscheinen. Mehrere Körnergruppen sammeln sich an einer Stelle in einen Haufen an und bilden die grossen Schollen, während die kleinen Schollen nur aus einer Körnergruppe bestehen. In den grossen Schollen entstehen zwischen den Körnergruppen zuweilen kleine Zwischenräume,

welche oft den Eindruck von hellen Fleckchen oder kleinen Vacuolen machen.

Gewöhnlich sind die chromophilen Schollen in den Zellen des beschriebenen Typus in verschiedener Weise vertheilt: man findet sie in der Grundsubstanz des Centraltheils des Zellkörpers zerstreut, wobei sie sich in grösserer Menge, vorzugsweise um den Kern der Zelle, concentriren. Ferner, nimmt häufig der ganze centrale Theil des Zellkörpers eine eckige Form an, wie dieses aus Fig. 2 *C* ersichtlich ist, wobei die Ecken den der peripherischen Schicht des Zellkörpers ausgehenden Fortsätzen zugewandt zu sein pflegen; in solchen Fällen gruppiren sich die chromophilen Schollen vorzugsweise in den Winkeln des bezeichneten Theils des Zellkörpers. Oft trifft man Zellen an, in deren Centralabschnitt die Schollen in regelmässigen concentrischen Reihen um den Kern auftreten, oder, man findet eine solche Anordnung der Schollen nur in der Nähe des Kerns, und im übrigen Theil des inneren Abschnitts der Zelle liegen die Schollen in Reihen, welche den Fortsätzen der Zelle zugewandt sind (Fig. 2 *G* und *H*). Endlich haben die chromophilen Schollen in vielen Zellen eine mehr oder weniger regelmässige vieleckige Form und sind im ganzen mittleren Theil des Zellkörpers gleichmässig vertheilt; in Folge der beschriebenen Anordnung und Form der Schollen nehmen die von der Grundsubstanz angefüllten Zwischenräume die Form eines Netzes an und die Zelle selbst, wie dieses aus Fig. 2 *A* ersichtlich ist, erhält dadurch ein ganz eigenthümliches Aussehen. In der peripherischen Schicht des Zellkörpers nehmen die Schollen oft die Form von Spindeln an, deren Enden den Fortsätzen zugewandt zu sein pflegen. Einige der spindelförmigen Körperchen gruppiren sich zuweilen an der Oberfläche der peripherischen Zellschicht dicht bei einander, so dass ihre verjüngten Enden sich gleichsam berühren, in Folge dessen die ganze Zelle, wie dies aus Fig. 2 *B* und *E* ersichtlich ist, von einer dünnen, intensiv gefärbten und stellenweise verdickten Linie begrenzt erscheint.

In der beschriebenen Periode der Färbung tritt die peripherische Schicht des Zellkörpers in vielen Zellen äusserst deutlich nach Art einer weniger intensiv gefärbten, bald breiteren, bald schmaleren Zone hervor, welche vom mittleren Theil des Zellkörpers durch eine gebrochene Linie abgegrenzt wird (Fig. 2 *B* und *C*). Von der Dicke der genannten Schicht der Zelle und von ihrem

Verhalten zu dem centralen Abschnitt des Zellkörpers kann man sich am besten aus beiliegenden Abbildungen (Fig. 1 und 2) eine Vorstellung machen.

Nachdem ich mich mit der Anordnung der chromophilen Schollen im Zellkörper bekannt gemacht hatte, richtete ich meine Aufmerksamkeit auf ihre Vertheilung in den Fortsätzen und bemühte mich dabei die Frage zu lösen, ob wirklich, wie dieses *Nissl*, *Schaffer*, *Lenhossék* und And. behaupten, die sich färbende Substanz im Konus des Axencylinderfortsatzes nicht vorhanden ist und auf solche Weise zwischen ihm und den Protoplasmafortsätzen nicht allein ein morphologischer, sondern auch ein anatomischer Unterschied besteht. Die von mir in Anwendung gebrachte Methode der Färbung der Nervenzellen, durch welche die chromophilen Schollen sich sehr intensiv färben, gewährt die Möglichkeit sich ohne Mühe mit der Vertheilung der Schollen in den Fortsätzen der Zellen bekannt zu machen.

Die *Protoplasmafortsätze*, an deren Bildung hauptsächlich die peripherische Schicht jeder Zelle Antheil nimmt, sind, gleich dem Axencylinderfortsatz, mehr oder weniger scharf abgegrenzt, je nach dem, wie scharf die genannte Schicht von dem eine grosse Menge chromophiler Substanz enthaltenden mittleren Theil des Zellkörpers abgegrenzt ist (Fig. 2). *Da die Breite der peripherischen Schicht in einer und derselben Zelle gewöhnlich veränderlich zu sein pflegt, so scheint es oft, wie es am deutlichsten aus den beiliegenden Abbildungen ersichtlich ist, als ob einige Protoplasmafortsätze, wie auch der Konus des Axencylinderfortsatzes mit ihrer Basis mehr oder weniger tief in den mittleren Theil des Zellkörpers hineinragen und oft von demselben durch eine gebrochene Linie abgegrenzt werden. Meinen Beobachtungen nach existirt in dieser Hinsicht gar kein scharfer Unterschied zwischen den Protoplasmafortsätzen und dem Axencylinderfortsatze der Zelle.*

Die chromophilen Schollen in den Protoplasmafortsätzen, wie auch diejenigen in der peripherischen Schicht des Zellkörpers haben eine verhältnissmässig geringe Grösse und erscheinen meistentheils als Gebilde von runder oder ovaler Form, oder in

Gestalt von mehr oder weniger langen Spindeln, zuweilen aber auch in Form von Dreiecken. In den Protoplasmafortsätzen gewisser Zellen trifft man Schollen in ziemlich grosser Anzahl an, in dergleichen Fortsätzen anderer Zellen desselben Typus dagegen nur wenige. Die beschriebenen Schollen finden sich nicht allein in den dicken Protoplasmafortsätzen vor, sondern auch in allen durch deren Theilung entstandenen Aestchen; eine Ausnahme bilden nur die Endverzweigungen der Fortsätze, welche das Aussehen von sehr feinen Fädchen haben. Die Vertheilung der chromophilen Schollen in den Protoplasmafortsätzen ist, wie dies aus den beiliegenden Abbildungen (Fig. 2) ersichtlich, eine verschiedene: in den dicken Fortsätzen lagern sie sich in gewisser Entfernung von einander in 2—3 Reihen, wobei einige von ihnen an der äussersten Peripherie der Fortsätze liegen, andere aber im Axentheil derselben; in den feinen Fortsätzen haben sie das Aussehen von mehr oder weniger kleinen Körnern, liegen der Peripherie der Fortsätze dicht an und werden im ganzen Verlaufe der letzteren angetroffen. Oft befinden sich ein, zwei Schollen in den Theilungswinkeln dieses oder jenes Fortsatzes, oder auch in den dreieckigen Erweiterungen, welche sich an den Theilungsstellen der dicken Fortsätze bilden, oder aber an solchen Stellen, wo von letzteren die feineren Aestchen ausgehen (Fig. 2). Falls die Schollen eine spindelförmige Gestalt erhalten, reihenweise aneinander gestellt sind und ihre verjüngten Enden sich gegenseitig berühren, machen sie den Eindruck von stellenweise verdickten Fäden.

In den varicösen Verdickungen befinden sich die chromophilen Schollen an den Polen jeder Verdickung, oder sie liegen einer der Seiten der letzteren an, nehmen aber keinen hauptsächlichen Antheil an der Bildung der Verdickungen, wie dieses Lenhossék voraussetzt; im Gegentheil bildet die chromophile Substanz nur einen verhältnissmässig geringen Theil der Verdickung, während die Hauptmasse der letzteren aus der sich nicht färbenden Grundsubstanz besteht.

Was den Axencylinderfortsatz anbetrifft, so geht er vom Zellkörper oder von einem von dessen Protoplasmafortsätzen in Form eines nicht selten sehr langen Konus aus (Fig. 2 *a*); wenn der Fortsatz unmittelbar vom Zellkörper ausgeht, ragt die Basis des Fortsatzes in Folge der oben angeführten Bedingungen mehr

oder weniger tief in den Zellkörper hinein und grenzt sich von dem mittleren, intensiver gefärbten Theil des letzteren durch eine gebrochene oder bogenförmig gekrümmte Linie ab (Fig. 2 *a*). Der Theil des Konus, welcher sich im Zellkörper selbst befindet, ist nichts anders, als die hellere peripherische Schicht des Zellkörpers, von welcher aus die Protoplasmafortsätze und der Axencylinderfortsatz jeder Zelle ihren Anfang nehmen, wie dieses aus den beiliegenden Abbildungen deutlich zu ersehen ist (Fig. 1, 2 und 3). Die konusförmige Verdickung des Axencylinderfortsatzes, ähnlich wie auch die peripherische Schicht des Zellkörpers und die Protoplasmafortsätze, erscheint heller als der mittlere Theil der Zelle und in ihr befindet sich, wie es auch in den Protoplasmafortsätzen der Fall ist, die chromophile Substanz in Form kleiner Schollen, Spindeln und Dreiecken (Fig. 2 *a*).

Gewöhnlich befinden sich an der Basis des Konus einige chromophile Schollen, welche am häufigsten eine dreieckige Form haben, wobei die Basis der Dreiecke der peripherischen Schicht der Zelle und die Spitze dem Gipfel des Konus zugewandt ist, während eine Seite des Dreiecks der Peripherie der konusartigen Verdickung anliegt (Fig. 2 *D* u. *F*). Oft findet man an jeder Seite der Basis des Konus ein dreieckiges Körperchen der chromophilen Substanz, oder einer Seite des Konus liegen zwei Körperchen an und der anderen ein Körperchen, oder aber ein grosses dreieckiges Körperchen nimmt fast die ganze Basis der konusartigen Verdickung ein, welche in solchem Falle intensiv gefärbt erscheint. In dem ganzen übrigen Theil des Konus bis zu dessen Spitze hat die chromophile Substanz das Aussehen von kleinen runden oder ovalen Schollen, welche entweder den Axentheil des Konus einnehmen, oder an seiner Peripherie belegen sind; häufig befinden sich einige kleine Schollen in der Spitze des Konus. Zuweilen erhält die chromophile Substanz die Form von Spindeln, welche nicht selten, wie es auch in den Protoplasmafortsätzen der Fall ist, in Reihen angeordnet sind und meistens der Peripherie des Konus anliegen. Angefangen von der Spitze des Konus hat der Axencylinderfortsatz das Aussehen eines mehr oder weniger dicken Fadens, in welchem die chromophile Substanz dem Anscheine

nach gänzlich fehlt, oder sie wird nur in seltenen Fällen in Form von sehr kleinen Schollen im Axencylinderfortsatz an denjenigen Stellen angetroffen, wo er sich zuweilen verdickt. Auf solche Weise unterscheidet sich der Konus, mit welchem der Axencylinderfortsatz anfängt, in seiner Structur wesentlich nicht von den Protoplasmafortsätzen der Zelle, und in solchen Fällen, wenn es gilt die Frage zu entscheiden, welcher von den Fortsätzen der gegebenen Zelle für einen Axencylinderfortsatz zu halten sei, sind wir, sobald unser Urtheil nur auf die Structur des Konus gegründet bleibt, nicht im Stande eine positive Antwort zu geben, und wir müssen stets dabei auch andere Daten berücksichtigen; dieses betrifft namentlich den Fall, wo der Axencylinderfortsatz von einem der Protoplasmafortsätze aus seinen Anfang nimmt und dabei noch, wie es oft der Fall ist, in bedeutender Entfernung vom Zellkörper.

Aus allem Vorbemerkten folgt, dass die chromophile Substanz in den verschiedenen Färbungsperioden oder möglicherweise in einem verschiedenen Thätigkeitszustande der Zellen, die zu einem und demselben Typus gehören, die Form von Körnchen, Körnchenreihen, Körnern, Schollen, Spindeln u. s. w. annehmen kann; demgemäss wird sich auch das Aussehen der Zelle selbst verändern.

Zu Ende der zweiten Periode der Färbung der Nervenzellen tritt ausser der chromophilen und der Grundsubstanz noch ein dritter Bestandtheil der Zelle deutlich zu Tage, und zwar sind das die Fäden, gegen deren Existenz im oben angeführten Sinne sich viele Forscher mit grosser Zuversicht ausgesprochen haben. Diese Fäden befinden sich in der Grundsubstanz der Zelle und in deren Fortsätzen und sind besonders deutlich in der peripherischen Schicht des Zellkörpers bemerkbar, desgleichen aber auch in den Protoplasmafortsätzen der Zelle dank dem Umstande, dass in denselben eine grössere Menge sich nicht färbender Grundsubstanz enthalten ist (Fig. 2 *C*, *G*, *H* u. *J*). Sie sind sehr fein, nicht varicös, färben sich ebenso

intensiv wie die chromophile Substanz der Nervenzellen und verlaufen in jedem Zellkörper nach verschiedenen Richtungen, indem sie sich in mannigfaltigster Weise durchkreuzen (Fig. 2 *G*, *H* u. *J*). Oft sammeln sich die genannten Fäden, dem Anscheine nach, in feine, kleine Bündelchen an und lagern sich zuweilen concentrisch um den Kern, auch kann man bei veränderter Focaldistanz beobachten, dass sie nicht allein in der peripherischen Schicht der Zelle, sondern auch in deren mittlerem Theil befinden und in einigen Fällen den Kern umflechten.

Je weniger chromophile Substanz in Form von Schollen u. s. w. im Zellkörper enthalten ist, desto deutlicher treten die Fäden hervor, und umgekehrt. In dem Falle, wenn im Zellkörper viele chromophile Schollen enthalten sind, scheint es oft, als ob sie unmittelbar mit den beschriebenen Fäden in Verbindung stehen, in Folge dessen auch die Fäden selbst varicös erscheinen; aber bei starken Objectiven kann man sich davon überzeugen, dass sie den Schollen nur anliegen und mit ihnen nicht unmittelbar verbunden sind.

Aus dem Zellkörper begeben sich die Fäden sowohl zu den Protoplasmafortsätzen, wie auch zum Konus des Axencylinderfortsatzes und treten, nach der Dicke der Fäden zu urtheilen, in die Fortsätze in einzelnen Bündelchen ein, deren Verlauf in den dicken Protoplasmafortsätzen leicht zu verfolgen ist. In den Fortsätzen selbst nehmen die bezeichneten Fäden in dem Axentheil Platz oder sie verlaufen an der Peripherie des Fortsatzes, indem sie oft unterwegs einander durchkreuzen oder sich in den Fortsätzen krümmen, wobei die Fäden in den Erweiterungen, die sich an den Theilungsstellen der Fortsätze bilden, sich gewöhnlich fast ebenso wie im Zellkörper miteinander durchflechten, wonach sie ihren Verlauf zu den Aestchen nehmen, welche an den Theilungsstellen dieses oder jenes Fortsatzes entspringen. Einige Mal konnte ich ganz deutlich wahrnehmen, dass, wie es in Fig. 2 *J* dargestellt ist, an der Stelle einer solchen Erweiterung eines der Protoplasmafortsätze ein Faden, oder, richtiger gesagt, ein Fadenbündelchen augenscheinlich die Grenzen der Erweiterung überschritt und auf solche Weise, sich wahrscheinlich mit einer dünnen Schicht Grundsubstanz umgebend, in ein feines Aestchen des gegebenen Fortsatzes umgewandelt wurde.

In dem Konus des Axencylinderfortsatzes sind die Fäden ebenso deutlich wahrnehmbar, wie in den Protoplasmafortsätzen und man kann sie ohne Mühe fast bis zur Spitze des Konus verfolgen, über welchen hinaus einzelne Fäden gewöhnlich nicht mehr zu unterscheiden sind (Fig. 2). In gewissen Fällen hatte ich die Möglichkeit den den Konus des Axencylinderfortsatzes im optischen Schnitte zu beobachten, — dann stellten sich die zu seinem Bestande gehörigen Fäden, welche ebenfalls im optischen Schnitte erschienen, als kleine, gefärbte Körnchen dar. Die chromophilen Schollen, welche sich in den Fortsätzen befinden, verhalten sich zu den Fäden ebenso wie im Zellkörper, d. h. sie liegen ihnen nur an. Im Laufe der ganzen beschriebenen Periode der Färbung der Zellen trifft man an der Grundsubstanz neben den chromophilen Schollen und den Fäden stets eine grössere oder geringere Anzahl von Körnchen und Körnern an.

Was die Grundsubstanz anbetrifft, so wird sie in Folge dessen, dass die chromophilen Körnchen und Körner sich in dieser Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf die Nervenzellen in Schollen ansammeln, deutlicher erkennbar und nimmt gewöhnlich alle mehr oder weniger grossen Zwischenräume zwischen der chromophilen Substanz und den Fäden ein. Die Menge der Grundsubstanz ist in der peripherischen Schicht der Zelle, in den Protoplasmafortsätzen und im Konus des Axencylinderfortsatzes eine grössere, als im mittleren Theil des Zellkörpers. *Im Axencylinderfortsatze selbst, angefangen von der Spitze seines Konus, ist sie gleich der chromophilen Substanz, dem Anscheine nach, nur in unbedeutender Menge vorhanden, wodurch sich wohl auch die Gleichartigkeit des genannten Fortsatzes erklärt.*

Aus dem oben Gesagten ersieht man unter anderem, dass *die Protoplasmafortsätze, wie auch der Axencylinderfortsatz einer jeden Zelle von ein und denselben Bestandtheilen (chromophile Substanz, Grundsubstanz und Fäden) aber nur in verschiedener Quantität gebildet werden: im Axencylinderfortsatze befinden sich nur Spuren von chromophiler und Grundsubstanz, seine Hauptmasse*

besteht aus Fäden; in den Protoplasmafortsätzen dagegen sind die chromophile und die Grundsubstanz in weit grösserer Menge vorhanden. Der Grund, warum im Axencylinderfortsatze die fibrilläre Structur schwieriger zu bemerken ist, als im Protoptasmafortsatze, ist dem Umstande zuzuschreiben, dass in ihm sehr wenig Grundsubstanz vorhanden ist, und deshalb die zu seinem Bestande gehörigen Fäden einander ausserordentlich nahe anliegen.

Der Kern der Zelle erscheint in dieser Periode der Färbung ebenfalls intensiv blau gefärbt, wobei man zuweilen in ihm die Anwesenheit einiger intensiver gefärbten Schollen wahrnehmen kann, welche wahrscheinlich zum Nucleïn des Kerns gehören; Kernkörperchen sind meistentheils nicht bemerkbar (Fig. 2). Diese Periode der Färbung der Zellen kann man „die Periode der Schollen und Fäden“ nennen.

Die letztere III. Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf die Zellen wird dadurch charakterisirt, dass die Grundsubstanz mehr und mehr intensiv gefärbt wird, in Folge dessen alle übrigen Bestandtheile der Zelle und deren Fortsätze immer schwächer hervortreten (Fig. 3). Schliesslich erhält die Grundsubstanz fast dieselbe intensive Färbung wie die chromophile Substanz und der Kern der Zelle, und auf solche Weise erscheint die ganze Zelle am Schlusse der genannten Periode in einer gleichmässig dunkelblauen Färbung (der chromophile Zustand der Zellen nach Nissl) und man kann nur mit Mühe den Kern, wie auch Spuren der chromophilen Schollen u. s. w. erkennen (Fig. 3). Nur in den Fortsätzen der Zelle erscheint die Grundsubstanz zuweilen in der genannten Periode schwächer gefärbt; in Folge dessen heben sich die Fortsätze in solchem Falle mehr oder weniger scharf vom Zellkörper ab. Der letzten Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf die Zellen kann man die Bezeichnung „Periode der Färbung der Grundsubstanz“ geben.

Es ist bemerkenswerth, dass die soeben beschriebene Structur der Nervenzellen nicht nur den Zellen des bezeichneten Typus eigen ist, sondern überhaupt allen Nervenzellen sowohl der inneren, als auch der mittleren gangliösen Schicht der Retina. Wie meine Beobachtungen im Gebiete des sympathischen Nervensystems gezeigt haben, ist diese Structur auch den sympathischen

Zellen eigen und sehr wahrscheinlich überhaupt allen Nervenzellen. In Anbetracht des Gesagten muss man bekennen, dass der anatomische Bau der Zellen allein bis jetzt nock kein genügendes Material darbietet, um auf Grund desselben alle Nervenzellen in einzelne Typen oder Zellengruppen einzutheilen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX.

Alle Abbildungen sind nach Präparaten der Retina der Eule entworfen, wobei die Mehrzahl derselben mittelst der Camera-lucida von Oberhäuser bei Reichert's Obj. 8a und halbausgezogenem Tubus gefertigt wurden.

Fig. 1. Nervenzellen in der ersten Periode der Einwirkung des Methylenblaus auf dieselben. *a*) Axencylinderfortsatz; *b*) Protoplasmafortsätze. Fig. *B* und *C* sind bei Zeiss Apochr. 4,0, Oc. 6 gezeichnet.

Fig. 2. Nervenzellen in der zweiten Periode der Färbung. *a*) Axencylinderfortsatz; *p*) Protoplasmafortsätze. Fig. *J* ist bei Zeiss Apochr. 4,0, Oc. 6 gezeichnet.

Fig. 3. Nervenzelle in der dritten Periode der Einwirkung der Färbsubstanz. *a*) Axencylinderfortsatz; *p*) Protoplasmafortsätze.

(Aus dem Institute für Vergleichende Anatomie, Embryologie und Histologie des Herrn Geheimrat von Kölliker.)

Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der roten Blutkörperchen beim Hühnerembryo.

Von

Dr. **Adolf Dehler,**
II. Assistenten am anatomischen Institut der Universität Würzburg.

Hierzu Tafel XXI.

Nachdem seit dem Jahre 1891 sich mehrere Autoren (Flemming, M. Heidenhain, Klemensiewiz, van der Stricht, Moore, Reinke, Siedlecki) mit dem feineren Bau der Leukocyten, insbesondere auch mit der Lage und Beschaffenheit der Centralkörper befasst haben, ist es wohl naheliegend und interessant, entsprechende Untersuchungen auch an den roten Blutkörperchen anzustellen. Dass es sich hier nicht um die kernlosen roten Blutkörperchen erwachsener Säugethiere handeln kann, ist wohl selbstverständlich: denn hier scheint der Nachweis der Centralkörper auch mit Hilfe der neueren Mittel nicht zu gelingen [1]). Was dann das Verhalten der Centralkörper in kernhaltigen roten Blutzellen anlangt, so finden sich hierüber zwar einige Angaben bei M. Heidenhain [2]), doch ist dieser Autor auf seine diesbezüglichen Befunde nicht näher eingegangen. Eigentlich wäre es ja nun das Nächstliegende gewesen, die M. Heidenhain'schen Forschungen am roten Knochenmark des Kaninchens weiter fortzusetzen und die in diesem Gewebe massenhaft vorhandenen kernhaltigen roten Blutzellen der Arbeit zu Grunde zu legen; ich habe in der That auch eine Reihe von Centralkörperfärbungen am Knochenmark

1) s. auch M. Heidenhain, Neue Untersuchungen etc. 1894, pag. 441 ff.

2) Ebendort pag. 515 u. Fig. 19 h.

ausgeführt und erhielt, was ich hier gelegentlich erwähne, besonders die von Heidenhain beschriebenen Centralkörpergruppen der Riesenzellen in sehr schöner Weise: für Centralkörper-Untersuchungen an den rothen Blutzellen aber ist das Knochenmark doch nicht gerade günstig, und ich fand bei weitem bequemeres Material an jugendlichen Hühnerembyronen des dritten bis sechsten Tages.

Dass embryonales Blut von mir untersucht wurde, kann nicht auffallen; denn wenn die Centralkörper überhaupt in allen Zellen vorhanden sind, so muss ihr Nachweis in embryonalen Zellen am ehesten gelingen. Und dann schien von vornherein die Annahme berechtigt, dass frei im Organismus bewegliche Zellen, im Gegensatz zu fixen Gewebszellen in ihrer Gestalt und in ihrem innern Bau von der Umgebung weniger beeinflusst, für die Lageverhältnisse in der ruhenden Zelle ein günstigeres Untersuchungsobjekt bildeten.

Die allgemeinen Gesichtspunkte meiner Untersuchung sind durch die Arbeiten meiner Vorgänger bereits gegeben: Hinsichtlich der Centralkörper musste ich das Verhältnis zur Mitose und auch das Verhältnis zur Lage und Form des Kerns, bezw. zur Lage und Form der ruhenden Protoplasmamassen ins Auge fassen.

Bezüglich der Methodik sei kurz folgendes erwähnt: Einfache Trockenpräparate des Blutes zu den beabsichtigten Untersuchungen anzufertigen, um die roten Blutkörperchen als ganze Gebilde zu studieren, war überflüssig und auch gar nicht ratsam, da zum Gelingen der Färbungen dünne Schnitte durchaus erforderlich waren. Die Embryonen wurden vielmehr ausschliesslich in concentrierter Sublimatlösung fixiert, in Wasser ausgewaschen, in steigendem Alkohol gehärtet, und nach Einbettung in Paraffin in Schnitte von 4 μ Dicke zerlegt. Zur Untersuchung des Protoplasmas und des Kerns wurden die mit Wasser aufgeklebten Schnitte verschiedenen Färbungen unterzogen.

Zur Untersuchnng der Centralkörper und der Sphäre bediente ich mich der spezifisch zu nennenden sog. Eisenhämatoxylinmethode von M. Heidenhain, welche an Schärfe der Bilder auch bei stärksten Vergrösserungen nichts zu wünschen übrig liess.

Was nun zunächst die Frage nach dem Hämoglobingehalt

des Protoplasmas betrifft, so ist eine Arbeit von Bizzozero (Arch. f. mikr. Anat. 1890, 35. Bd.) zuständig, welcher in einer Untersuchung über das Knochenmark der Vögel und die Neubildung der rothen Blutkörperchen in demselben (gegenüber ähnlichen Arbeiten von Löwit und Denys) die Veränderungen betont, welchen die rothen Blutkörperchen bei der Behandlung mit Sublimat ausgesetzt sind.

Nach Bizzozero zeigen die bei der Sublimatfixation „wohl erhaltenen rothen Blutkörperchen keine deutliche Membran, eine homogene ziemlich stark lichtbrechende Zellsubstanz von gelblicher Farbe und lebhaftere Färbbarkeit mit sauren Farben (Fuchsin S, Eosin, Pikrinsäure); die veränderten rothen Blutkörperchen zeigen hingegen eine deutliche dicke Membran und eine dünne und durchsichtige Zellsubstanz, die vollständig oder fast vollständig ihre Färbung und dementsprechend auch die Eigenschaft verloren hat, die oben erwähnten Farbstoffe hartnäckig in sich festzuhalten".

Diese Angaben Bizzozero's kann ich hier bestätigen: Auch nach meinen Resultaten erscheint das Protoplasma der wohlerhaltenen rothen Blutkörperchen homogen, ohne deutliche Membran, und behält mit der gelblichen Farbe seine lebhafte Färbbarkeit mit sauren Farben bei (Rubin S, Eosin, Pikrin, Orange).

Bei einfacher Thioninfärbung war es an Präparaten von 5—6 tägigen Embryonen interessant zu sehen, dass mitten in Gefässen, die mit rothen Blutkörperchen von gelblichem Protoplasma gefüllt waren, einzelne der Gestalt und der relativen Grösse des Kerns nach von ihnen verschiedene Zellen lagen, welche in ihrer Färbung den übrigen Zellenarten des Mesenchyms glichen. Diese beim 5 tägigen Embryo nur spärlich vorhandenen Blutzellen stehe ich nicht an für Leukocyten zu halten, die ja schon ihrer Abstammung nach den Mesenchymzellen noch viel näher stehen als die roten Blutkörperchen (v. Kölliker, H. E. Ziegler, O. Hertwig). Ihr Protoplasma war gerade wie bei den Mesenchymzellen im Gegensatz zu dem von Thionin nicht gefärbten Protoplasma der roten Blutkörperchen lila bis rötlichbraun bei blau gefärbtem Kern. Ich lege dabei Wert darauf, dass durch die einfache Thioninfärbung die weissen

Blutkörperchen von den roten nicht nur durch quantitativ, sondern auch qualitativ verschiedene Färbbarkeit unterschieden werden können.

Bei kurzer Einwirkung von Biondi'scher Farblösung auf schwach angesäuerte Präparate zeigten die roten Blutkörperchen bei rot gefärbtem Kern eine prächtige Orangefärbung des Protoplasmas, während das Protoplasma der Leukocyten dunkelbraunrote Färbung angenommen hatte.

Die durch die Sublimateinwirkung in ihrem Hämoglobingehalt nicht veränderten rothen Blutkörperchen wurden ferner bei der Einwirkung der Eisenhämatoxylinfärbung dunkelblau-schwarz und zeigten dabei um den Kern einen helleren Saum. Da ich diese dunkle undurchsichtige Färbung durch Eisenhämatoxylin auf den Hämoglobingehalt zurückführe, so war die Entziehung des Hämoglobins durch die Einwirkung von Sublimat mit nachfolgender Auswaschung in Wasser für meine Untersuchungen, wie sich später zeigen wird, nur vorteilhaft, zumal trotz der Auslaugung des Hämoglobins eine Verwechslung rother mit weissen Blutkörperchen nicht zu befürchten war; denn weisse Blutkörperchen sind in den ersten Tagen nur in verschwindender Zahl vorhanden und überdies, besonders später, bei einiger Uebung schon nach der mehr rundlichen Gestalt der Zelle und dem Verhalten des Kerns kenntlich und unterscheidbar.

Es gelang mir, an Präparaten, welchen das Hämoglobin entzogen war, nach Eisenhämatoxylinfärbung durch genügende Differenzirung Bilder von rothen Blutkörperchen zu erhalten, deren Protoplasma von hellgrauer Färbung und fast homogen, in anderen Fällen allerdings flockig wie von dünnen Fädchen durchzogen und mit kleinen helleren Vacuolen durchsetzt erschien. Eine charakteristische Schichtung oder Streifung des Protoplasmas war auch durch Nachfärbung nicht nachzuweisen. Im übrigen halte ich es durchaus für angezeigt, zwecks entscheidender Beschreibung des Protoplasmas auch andere Fixierungs- und Färbungsmethoden anzuwenden.

Die Präparate wurden zu genauerem Studium untersucht bei homogener Immersion mit einer Vergrösserung von 800 bis 2250. Zeiss Ocul. 4—18, Obj. 2 mm Apert. 1,30. Die Zeich-

nungen wurden mit Hilfe eines Abbé'schen Zeichenapparates entworfen nach einer Vergrösserung von Ocul. 12, Obj. 2 mm Apert. 1,30, projiciert auf den Arbeitstisch: also bei etwa 1700facher Vergrösserung.

Zunächst verwendete ich zu meinen Untersuchungen Präparate eines $3^1/_2$ tägigen Hühnerembryos.

In diesem Alter ist im Blute eine Zellenart an Zahl weitaus vorherrschend: wie sich später zeigen wird, sind es die zu einer bestimmten Grösse ausgewachsenen ersten roten Blutzellen.

Das sind biconvexe Linsen, welche nach Engel im grössten Durchmesser 9—12 μ messen und einen Kern von 4—10 μ Durchmesser besitzen. Ich möchte nach meinen Beobachtungen an allerdings nicht frisch aufgefangenem Blut, aber an Schnittbildern, die der grössten Ausdehnung entsprechen, die Maasse für diese Zellen, die Engel Metrocyten erster Ordnung nennt, auf 9—16, für den Kern auf 4—8 μ Durchmesser angeben.

Die Zellen zeigen entsprechend ihrer biconvexen Linsengestalt verschiedene Schnittbilder: sind sie nämlich in oder parallel ihrer Flächenausdehnung vom Schnitt getroffen, so sind die Bilder kreisrund; in einer dazu senkrechten Ebene bieten sie einen symmetrischen biconvexen Durchschnitt, der nach beiden Enden zugespitzt ist.

Nur Bilder solcher Durchschnittsebenen, welche gleichzeitig durch die Mitte des Kerns und der Zelle gelegt sind, seien zunächst der Betrachtung unterzogen. (Figuren 5—15.)

Bei solchen Bildern liegt der Kern stets excentrisch: bei runden Flächenbildern erscheint er vom Mittelpunkt gegen die Peripherie hin verschoben, bei biconvexen Schnittbildern nach der einen Spitze des Bildes hin verlagert. Die Grösse dieser seitlichen Verschiebung scheint durch das Grössenverhältnis des Kerns zur ganzen Zelle bestimmt zu sein; doch ist der Kern wohl stets mindestens 1—2 μ von der Peripherie entfernt.

Die biconvexen Durchschnitte zeigen die Eigentümlichkeit, dass der Kern die Zellgrenze nach beiden Seiten vorbuchtet: wenn nämlich der Kern stärker gegen eine Spitze verschoben ist, dann ist das Bild der Zelle nicht in der Mitte am breitesten, sondern es wird die grösste Breite fast ganz durch jenen Durchmesser des Kerns bestimmt, der auf der Längsache des biconvexen

Bildes senkrecht steht. Da eine deutliche Zellmembran im gewöhnlichen Sinne des Wortes fehlt, so hat es häufig den Anschein, als sei der Kern in solchen Fällen an beiden Seiten der Zelle von Protoplasma nicht mehr überkleidet (vergl. die Abbildungen).

Der Kern an sich ist kugelig (im ruhenden Zustand); seine Grösse schwankt zwischen 4—8 μ Durchmesser. Im inneren Bau unterscheidet sich der Kern nicht wesentlich von dem anderer Zellarten; neben gröberen, mehr verklumpten Balken und rundlichen Gebilden, die sich bei Eisenhämatoxylinfärbung tiefschwarz färben, ziehen feinere Netze von schwächer gefärbten Gerüstfäden unregelmässig durch den Kern. Ebenso ist die Peripherie des Kerns teils von dunkler gefärbten Körnchen und Fädchen besetzt, teils von einer schwächer gefärbten zarten Linie angedeutet, welche z. B. bei Rubinnachfärbung durch intensiv leuchtende Rötung deutlicher hervortritt. Auch bei anderen Färbungen zeigen sich jene gröberen Gebilde intensiver gefärbt; die feineren Fädchen tingierten sich schwächer und zeigten bei gewissen Doppelfärbungen gemischte Farbenreaction. Es ist also auch hier ein Unterschied zwischen Chromatin- und Liningerüst des Kerns vorhanden.

Auf das Vorhandensein einer Polarität des Kerns (Rabl, M. Heidenhain, Flemming u. a.) und des Zusammenhangs seines Netzgerüstes mit dem Protoplasma (Reinke) erstreckten sich meine Untersuchungen nicht.

Neben dem Kern, stets ausserhalb desselben, liegt im Innern der Zelle eine Gruppe kleiner Körner, welche bei der Eisenhämatoxylinfärbung sich intensiv schwärzen und ohne besondere Uebung von etwa 800facher Vergrösserung an von dem hellen Protoplasma leicht unterschieden werden. Bei ihrem constanten Vorkommen, ihrer zwischen bestimmten Grenzen schwankenden Grösse und Zahl, ihrer kugeligen Gestalt, ihrem Grösse- und Lageverhältnis zum Kern und Protoplasma ist es nicht zweifelhaft, dass sie den Gebilden entsprechen, die in anderen Zellarten als Centralkörper[1]), Centralkörner, Centrosomen beschrieben worden sind.

---

1) Der Name Centralkörper scheint mir für jedes einzelne der zu beschreibenden kleinen Gebilde, obgleich sie nicht immer das Centrum der Zelle selbst bilden, wohl aber gruppenweise demselben nahe liegen, von allen noch der passendste zu sein.

Ohne auf die sich noch widerstreitenden Ansichten der Autoren über die individuelle Wichtigkeit jedes einzelnen solchen Centralkörpers und über die Zugehörigkeit zu Kern oder Protoplasma einzugehen, will ich für diese specielle Arbeit bemerken, dass wie beim Leukocyten in der rothen Blutzelle des jungen Hühnerembryos die Centralkörper in ihrer specifischen Färbung derart konstant und in beschränkter Zahl vorhanden sind, dass wohl jeder einzelne seinen individuellen Wert besitzt; in der ruhenden Zelle zunächst sind sie freilich zu einer Gruppe, dem „Mikrocentrum" von M. Heidenhain, vereinigt, und geht von dieser Gesammtheit wohl auch ihre physiologische Wirkung aus; das Verhältnis zum Protoplasma wird unten beschrieben werden.

Die Centralkörper nun erscheinen im Schnitt als kleine kreisrunde Scheiben von etwa $^1/_4$—$^1/_3$ μ Durchmesser; sie sind durchaus homogen und intensiv schwarz gefärbt. Bei einer Schnittdicke von 4 μ liegen in ungefähr gleich vielen Fällen zwei oder drei Centralkörper zu einer Gruppe vereinigt, meist neben einander, oft auch schräg übereinander. Nach Beobachtungen anderer Untersucher über Teilung der Zelle und der Centralkörper ist der kleinste der drei Centralkörper der jüngste und als „Nebenkörperchen" aufzufassen; näher soll jedoch darauf nicht eingegangen werden. An Grösse sind die Centralkörper unter einander verschieden; beim Vorhandensein von drei Centralkörpern liegt der kleinste meist nächst der gedachten Verbindungslinie der beiden grösseren. Fälle, in denen man auch an gut differenzierten Präparaten eine Verbindung von zwei in der Schnittebene liegenden Centralkörpern durch eine schmalere dunkel gefärbte Zwischensubstanz findet, sind selten (primäre Centrodesmose von M. Heidenhain).

Die Centralkörpergruppe ist meist umgeben von einer runden Scheibe gleichmässig aufgehellter Substanz; diese ist von dem übrigen Zellprotoplasma bei einfacher Eisenhämatoxylinfärbung wenn auch meist nicht scharf abgegrenzt, doch deutlich unterscheidbar; sie hat einen Durchmesser bis zu 2 μ. Ich kann nicht sagen, dass diese „Sphäre", wie man sie wohl bezeichnen kann, durch Bordeauxvorfärbung deutlicher geworden wäre; wohl aber ist sie mir bei Nachfärbung mit Rubin homogen leuchtend rot erschienen.

In manchen weniger stark differenzierten Präparaten sieht man rings am Rande dieses hellen Hofes ungleich grosse Körnchen oder Stäbchen von schwärzlicher Farbe: sie sind auch bei der stärksten Vergrösserung nicht von ganz deutlicher Form, doch scheinen sie ungleich gross und liegen in einfachem, oft unterbrochenem Kreise auf der dann schärferen Grenze der hellen Sphäre (v. Beneden'sche Granula). Rings um die Sphäre einen besonderen Bau, etwa eine Radiärfaserung oder dichtere Schichtung des Protoplasmas nachzuweisen, ist mir noch nicht gelungen (vielleicht ist das nur die Folge der Behandlung mit Sublimat und Wasser).

Es kommen übrigens auch, allerdings wenige Fälle vor, wo trotz sorgfältiger Differenzierung die Centralkörper „nackt", d. h. ohne hellere Sphäre, im Protoplasma der Zelle zu liegen scheinen.

Bezeichnet man jene Linie, die man von der Mitte des bekanntlich excentrisch liegenden Kerns durch den Mittelpunkt des Zellbildes nach dem am weitesten vom Kern entfernten Punkt der Peripherie gezogen denkt, als Zellachse, dann zeigt die Centralkörpergruppe (in der ruhenden Zelle) das Charakteristische, dass sie stets in der Zellenachse, mindestens aber nahe seitlich an der Zellenachse zu finden ist; dabei liegt sie stets auf der Seite der grössten Protoplasmamasse und immer der Zellmitte und dem Kern näher als der Peripherie. Ferner hat die Verbindungslinie der beiden grössten Centralkörper eine zur Zellenachse wechselnde Richtung. Es scheint, als ob die Centralkörpergruppe das Bestreben hätte, in oder wenigstens nahe der Zellmitte zu liegen und den Kern von da nach der Peripherie zu verdrängen.

In vielen Fällen — und dies ist besonders deutlich in (runden) Flächenbildern der Zellen zu sehen — zeigt das der Centralkörpergruppe zugewandte Stück der Kernperipherie eine mehr weniger starke Abflachung, manchmal eine schwache Einbuchtung. Diese Abflachung, resp. Einbuchtung ist desto stärker, je grösser der Kern ist und je näher er der Zellmitte liegt. Das Bild des Kerns ist dann nach beiden Seiten etwas ausgezogen und hat seine grösste Ausdehnung in einer der Zellperipherie concentrischen Bogenlinie. Plastisch hätte man sich das etwa so vorzustellen, wie wenn durch einseitigen Druck (mit einem

Finger) auf einen Gummiball eine schwächere oder stärkere schüsselförmige Einsenkung entsteht. Ob übrigens diese Einsenkung einer „napfförmigen Delle“ oder einer sattelförmigen Vertiefung entspricht, ist schwer zu entscheiden. An der der Einbuchtung diametral entgegengesetzten Seite hat der Kern wohl Kugelform.

Liegt bei Zellbildern, in denen der ganze Zellleib etwa 10 μ, der Kern etwa 3—4 μ im Durchmesser beträgt, die Centralkörpergruppe nahe der Mitte, so ist sie vom Kern durchschnittlich ungefähr $^1/_2$—1 μ, der Kern von der Peripherie etwa 1—2 μ entfernt.

Es dürfte fast überflüssig erscheinen, anzufügen, dass auch an ruhenden Zellen durch Schrägschnitte Bilder erzeugt werden, welche in Gestalt und Grösse des Zellleibes, besonders aber in der Gestalt und dem Lageverhältnis des Kerns und der Sphäre mit der Centralkörpergruppe Verschiedenheiten zeigen, auf die nicht näher eingegangen werden soll (Fig. 16, 19, 20a).

In Präparaten, die nach der Heidenhain'schen Eisenhämatoxylinmethode gefärbt sind, zeigen die rothen Blutkörperchen noch eine andere Eigentümlichkeit.

Betrachtet man nämlich runde Flächenbilder derselben, so ist sofort sehr auffallend zu sehen, dass eine scharfe, gefärbte Contourlinie in Form eines Kreises den Zellleib umspannt. Dieser Kreis ist ein gleichmässig in einer Ebene ausgespannter, intensiv geschwärzter, homogener Saum, der wohl $^1/_4$—$^1/_2$ μ an Dicke misst (vgl. die Abbildungen 5—10). Biconvexe Querschnittsbilder zeigen diesen Saum nicht in ihrem ganzen Umfang, vielmehr sieht man, wenn gleichzeitig Kern und Sphäre sichtbar sind, also die Zelle in einer durch die Zellenachse gelegten Ebene quer geschnitten ist, an den beiden Enden des biconvexen Schnittes je einen schwarzen Punkt (z. B. Fig. 11—15); dieser scheint bei stärkerer Vergrösserung nicht etwa rund, sondern gleichschenkelig dreieckig zu sein und mit der Basis dem Protoplasma anzuliegen. Ist eine Zelle schräg angeschnitten, so dass z. B. nur ein Abschnitt des Kerns oder der Kern überhaupt nicht zu sehen ist (Fig. 16, 17a und b, 18, 19, 20), dann wölbt sich beim Heben und Senken des Tubus von der einen Seite des Bildes zur anderen ein scharfer schwarzer Kreisbogen von einem Radius, der dem Radius der ganzen Zelle

entspricht. Es ist kein Zweifel, dass man plastisch dieses Gebilde als einem zum Protoplasma der Zelle gehörigen Reifen aufzufassen hat, in dem die Substanz der Zelle ausgespannt ist, etwa wie „eine Boraxperle in der Platinöse des Chemikers".

Eine dichtere Schichtung des Protoplasmas im Zellleib am Reifen entlang konnte ich nicht feststellen, es ist dort im Gegenteil der Zellleib entsprechend der biconvenxen Linsengestalt am dünnsten und fast durchsichtig. Der Reifen zeigt bei der Eisenhämatoxylinfärbung die gleiche intensive und homogene Schwärzung wie die Centralkörper, entfärbt sich aber bei Einwirkung des Eisenoxydammons etwas rascher als diese. So auffällig er nach Sublimatfixation und Eisenhämatoxylinfärbung sichtbar ist, so schwer ist er durch andere Reagentien nachzuweisen. Zwar glaube ich in frisch in Sublimat fixiertem Blut bei Betrachtung unverletzter (nicht geschnittener) roter Blutkörperchen gesehen zu haben, wie ein stark lichtbrechender Kreis, bezw. Bogen, gleichmässig breit und scharf begrenzt die Zelle an der Peripherie umspannt, doch auffallend sichtbar wird dieser Reif erst durch Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Mit der „ausserordentlich zarten amorphen Membran" (Foà Arch. f. mikr. An. 1888) oder mit der „deutlichen dicken Membran", die nach Bizzozero an roten Blutkörperchen sich zeigt, wenn sie durch Sublimateinwirkung verändert sind, ist das von mir beschriebene Gebilde nicht zu verwechseln; denn erstens umzieht es nicht als Membran den ganzen Zellleib, zweitens zeigen es auch diejenigen roten Blutkörperchen, deren Protoplasma nach anderen Anzeichen wohl erhalten ist.

Man ist wohl berechtigt, anzunehmen, dass der Reifen als ein dichterer Teil der Grenzschicht des Protoplasmas nicht erst durch die Sublimatfixation künstlich erzeugt wird, sondern dass er in der lebenden Zelle bereits vorhanden ist und als ein mechanisch wichtiger Bestandteil des Zellkörpers zu gelten hat.

Diese eigentümliche Bildung scheint nicht bloss bei den roten Blutkörperchen des Hühnerembryos vorzukommen. Nach einer mir gewordenen Mitteilung des Herrn Dr. Heidenhain liess sich auch bei den grossen, elliptischen Blutkörperchen des Proteus der Reifen durch Eisenhämatoxylin färben, wenngleich dort die Bilder nur ausnahmsweise recht klar und deutlich aus-

fielen. Vielleicht besitzen mehrere Arten von abgeflachten rothen Blutkörperchen einen solchen Reifen?

Wie ich vorausschickte, habe ich bisher bloss Bilder von Zellen betrachtet und beschrieben, wie sie als Metrocyten 1. Generation (Engel) am 3.—4. Tage mit Deutlichkeit in weitaus vorherrschender Zahl in dem Hühnerembryo sich finden.

Das Studium der Centralkörper und das auffallende Verhalten des Reifens legt es nun nahe, auf die Untersuchung des Blutes älterer und jüngerer Hühnerembryonen einzugehen.

Mit zunehmendem Alter werden aber die Verhältnisse immer verwickelter, da z. B. am 4.—5. Tage nicht nur diese eine Zellenart in verschiedener Grösse vorhanden ist, sondern auch aus ihr durch Teilungsvorgänge junge rothe Blutkörperchen — Metrocyten 2. Ordnung — entstehen. Es ist deshalb vorteilhaft, in der Grösse, Gestalt und der verschiedenen Färbbarkeit der vorhandenen rothen Blutkörperchen Unterscheidungsmerkmale zu haben, nach denen auch Engel die rothen Blutkörperchen in ihrer Entwickelung klassificierte. Ferner glaubte ich nachweisen zu können, dass durch Betrachtung der Teilungsfiguren und das Verhalten des Reifens die Untersuchung der auf einander folgenden Generationen und die Erklärung ihrer Abstammung erleichtert wird.

Kommen nämlich die bisher beschriebenen ruhenden Zellen zur Teilung, was bei einer Grösse von 8—10 μ Durchmesser geschehen kann, dann ist zunächst zu bemerken, dass der oben beschriebene Reifen schwindet und die Zelle von der biconvexen Linse zur Kugel wird: man sieht niemals Teilungsstadien des Kerns in biconvexen Zellbildern.

An den Centralkörpern ist das für die Zellteilung so oft beschriebene charakteristische Verhalten zu beobachten:

Während aus dem Chromatingerüst des Kerns sich der Mutterstern entwickelt, werden die Centralkörper zu Polkörperchen (Fig. 21 *a* und *b*). Die (gespaltenen) Chromosomen ordnen sich nach den Polkörperchen hin zu zwei Tochtersternen; die zwei Tochtersterne sind durch die schwächer gefärbten schmäleren Centralspindelfäden verbunden (Fig. 22 und 23 *a b*). Man sieht auch schon rundliche Tochterzellen kurz vor ihrer Trennung; Diese zeigen an ihrer Berührungsstelle das Flemming'sche Körperchen, auf das die Centralspindelfäden zustrahlen (Fig. 23 *b* und 24).

In der jungen Tochterzelle liegt der Kern zunächst mehr in der Mitte und das Centralkörperchen näher der Peripherie (Fig. 24 und 25). Doch bald ändert sich dieses Lageverhältnis und wird gleich dem in der ruhenden Mutterzelle (Telokinese und Telophase, M. Heidenhain).

Dann stellt sich, sobald die Zelle auf einen Durchmesser von etwa 6 μ herangewachsen ist, auch der Reifen wieder ein, und die kugelige Zelle fängt an — im Querschnitt betrachtet — sich an zwei diametral entgegengesetzten Stellen zuzuspitzen und sich zur biconvexen Linse umzugestalten: Der Querschnitt ist nun nicht mehr rund, sondern biconvex und zeigt an den beiden Spitzen den punktförmigen Querschnitt des Reifens. Die Umformung stelle ich mir so vor, dass der Reifen nach seiner ersten Entstehung rascher wächst als das übrige Zellprotoplasma; die Zellsubstanz wird dann in ihm ausgespannt und hängt in ihm wie der Tropfen in einer Oese.

Diese Tochterzellen der Metrocyten 1. Ordnung scheinen übrigens an Grösse hinter jenen zurückzubleiben; denn ihr Durchmesser beträgt wohl niemals mehr als 12 μ und der des Kerns misst bis zu 6 μ.

Nur nach der oben kurz beschriebenen indirekten Teilung sah ich junge rothe Blutkörperchen aus den Metrocyten 1. Ordnung entstehen; eine Teilung in kernhaltige und kernlose Stücke, eine Ausstossung des Kerns oder eine Abschnürung eines kleineren kernhaltigen Protoplasmateils — Dinge, wie sie von anderer Seite beschrieben wurden — konnte ich nicht konstatieren. Freie, verschieden geformte, kernlose Protoplasmastücke musste ich, teilweise auch in Anbetracht eines daran sichtbaren Stückes des Reifens, als Anschnittbilder von Zellen erklären.

Soll ich nun die durch meine Betrachtung gewonnene Ansicht über die erste Entwickelung und Beschaffenheit der rothen Blutkörperchen mittheilen, so würde ich sie zusammenfassen, wie folgt:

Bekanntlich bilden sich beim Hühnchen am Ende des ersten Tages die ersten Gefässanlagen in der Mesodermschicht. Diese Gefässanlagen lassen, wenn sie anfangen wegsam zu werden, die Blutinseln erkennen, welche nichts anderes darstellen, als Haufen von Mesodermzellen, die innerhalb der Gefässe gelegen sind[1].

1) Mitunter werden die soliden Gefässanlagen schon bei ihrem

In diesen Blutinseln findet man vielfach indirekte Teilungsvorgänge. Dann lösen sich die Blutkörperchen einzeln von den Blutinseln los und treten in den allmählich entstehenden Kreislauf ein; dabei sind sie wohl schwach hämoglobinhaltig und von kugeliger Gestalt. Ihr runder Kern misst etwa 3 μ im Durchmesser und ist von einem schmalen Protoplasmasaum umgeben, so dass der Durchmesser der ganzen Zelle etwa 4—6 μ beträgt. Die Sphäre mit der Centralkörpergruppe liegt in dem schmalen Saum zwischen Kern und Peripherie. In meinen Präparaten waren nur selten ganz deutlich die einzelnen Centralkörper zu unterscheiden; bei diesen jüngsten Formen der rothen Blutkörperchen finden sich nach ungefähr gleich starker Differenzierung die van Beneden'schen Granula häufiger als bei den im Anfang dieser Arbeit beschriebenen älteren Formen (Fig. 1—4).

Haben sich nun die Blutkörperchen von den Blutinseln gelöst, dann wachsen sie weiter; sobald sie die Grösse von 6 bis 8 μ Durchmesser erreicht haben, ist ein zuerst dünnerer Reif und die beginnende Umwandlung des Zellleibes zur biconvexen Linsengestalt wahrzunehmen. Dann erscheint auch die Sphäre mit den Centralkörpern auf der Seite der grössten Protoplasmamasse gelegen und der Zellmitte näher gerückt, der Kern peripheriewärts in eine deutlich excentrische Lage gebracht.

Die Zellen erreichen also am 3.—4. Tage die Gestalt, Grösse und den inneren Bau der oben beschriebenen Metrocyten 1. Ordnung.

Im allgemeinen scheint mit der vollständigen Auflösung der Blutinseln und Entstehung des Blutkreislaufes in den Gefässen des Embryo eine Teilung der Metrocyten 1. Ordnung zu beginnen; diese Teilung ist stets eine indirekte, doch nicht überall gleichzeitige; vielmehr findet man bis zum 5. Tage verschiedene Teilungsstadien der ersten Generation und auch der nächstfolgenden Generationen, was bei dem lebhaften Wachstum des Embryo nicht Wunder nimmt. Die Metrocyten I. Ordnung werden in ihrem relativen Verhältnis immer seltener; am 5.—8. Tage

---

ersten Erscheinen als „Blutinseln" bezeichnet; so bei van der Stricht, dessen im Literaturverzeichnis citierte Schrift ich nachzuschlagen bitte. Bei diesem Autor findet sich eine genaue Schilderung der Entstehung per ersten Anlage der Gefässe und des Blutes.

herrschen weitaus die kleineren Metrocyten der zweiten Generation und deren Abkömmlinge vor.

Ich möchte noch anfügen, dass die ersten Formen der rothen Blutkörperchen in ihrer Gestalt und dem relativen Grössenverhältnis des Kerns jungen weissen Blutkörperchen allerdings ähnlich sehen; doch ist eine Verwechslung leicht auszuschliessen: Denn 1) sind in den ersten Tagen fast gar keine weissen Blutkörperchen vorhanden; 2) sind die roten Blutkörperchen bald infolge ihres stärkeren Hämoglobingehalts durch quantitativ und qualitativ verschiedene Färbbarkeit zu erkennen; 3) nehmen die rothen Blutkörperchen wohl grossenteils bis zum Erscheinen der weissen biconvexe Gestalt an; 4) ändert sich bei den weissen Blutkörperchen das Grössenverhältnis des Kerns zum Protoplasma durch stärkere Zunahme des ersteren; 5) habe ich an den kugeligen oder unregelmässig gestalteten weissen Blutkörperchen keine Reifen gesehen. Im übrigen aber lag es ausserhalb der Grenzen dieser Arbeit, auf die Untersuchung der weissen Blutkörperchen näher einzugehen.

Die Zahl der normaler Weise bis zur völligen Ausbildung des Embryo entstehenden Generationen, das Verhalten der Centralkörper in denselben, das Entstehen und die Histologie der ersten weissen Blutkörperchen dürften Objekte sich anschliessender weiterer Untersuchung sein.

Die Resultate meiner Untersuchungen zusammenfassend kann ich konstatieren, dass die roten Blutkörperchen des wenige Tage alten Hühnerembryos bezüglich der Centralkörper ein gleiches Verhalten zeigen wie viele andere Gewebszellen, besonders wie die Leukocyten, dass sie ferner bei den Teilungsvorgängen als von der Umgebung wenig beeinflusste Zellen die einfachste Gestalt, d. i. die Kugelform annehmen, die sie im Ruhezustand unter Vergrösserung ihrer Oberfläche wohl hauptsächlich zum Zwecke vermehrter physiologischer Funktion (Sauerstofftransport) mit der Linsenform vertauschen.

Noch einen Punkt möchte ich kurz erörtern: Das „Mikrocentrum" und der Kern zeigen bei den rothen Blutkörperchen des Hühnchens genau dieselben gesetzmässigen Lagerungsweisen wie nach M. Heidenhain's Untersuchungen bei den Leuko-

cyten. Heidenhain hat nun auf Grund der radiärstrahligen Struktur der Leukocyten eine theoretische Erklärung für die gesetzmässige Anordnung der Zellbestandteile gegeben, eine Erklärung, welche in der Aufstellung des von ihm sogenannten „Spannungsgesetzes“ gipfelt[1]).

Von Drüner und Boveri sind die histologischen Grundlagen der Heidenhain'schen Aufstellungen angezweifelt worden; dies wohl nicht mit Recht. Denn ich habe bei Collegen Dr. Heidenhain viele Präparate gesehen, welche die angezweifelten Thatsachen in schöner Weise zeigten. Ich konnte mich davon überzeugen, dass erstens die vom „Mikrocentrum“ ausgehenden „organischen Radien“ an der homogenen Grenzschicht der Zelle inserieren, dass ferner der Kern beim Leukocyten interfilar liegt und die Radiärstrahlen durch das Dazwischentreten des Kerns in höchst merkwürdiger Weise gespreizt werden.

Im Uebrigen hat inzwischen auch Siedlecki eine bis ins feinste Detail gehende Bestätigung der Heidenhain'schen Untersuchungen gebracht. Somit war Heidenhain wohl im Recht, wenn er auf Grund seiner Untersuchungen theoretische Formulierungen brachte; ob diese freilich für alle Zeit zu Recht bestehen werden, wird sich erst später zeigen. Inzwischen ist es höchst bemerkenswert zu sehen, dass Reinke und von Kostanecki, die an demselben Untersuchungsobjekte arbeiteten wie Boveri, sich nicht auf Boveri's, sondern auf Heidenhain's Seite gestellt haben.

Ohne mich in den bestehenden Streit einmischen zu wollen, möchte ich im Sinne des letztgenannten Autors die Frage erörtern, ob das „Spannungsgesetz“ eventuell auch auf die rothen Blutkörperchen des Hühnchens, die doch freie, selbständige Zellen sind, anwendbar sein könnte.

Es mag so scheinen, als ob dies nicht möglich sei, da bei den von mir untersuchten Zellen weder eine radiärstrahlige noch überhaupt eine bestimmte Struktur der Zellsubstanz gefunden werden konnte. Behandeln wir die Frage jedoch streng theoretisch, so stellt sich heraus, dass für das Spannungsgesetz eine histologisch sichtbare, centrierte Structur überhaupt nicht von Nöthen ist. Das Spannungsgesetz verlangt

1) Heidenhain's theoretische Anschauungen sind im Zusammenhang ausführlich dargestellt in dem Aufsatze: „Cytomechanische Studien.“ Arch. f. Entw.-Mechanik Bd. I.

als Grundlage am Ende nur eine Zellsubstanz, welche contractile Eigenschaften besitzt und welche sich in dem von Heidenhain postulierten Zustand innerer Spannung befindet; hierbei mag die Zellsubstanz homogen, radiärstrahlig, schaumig oder sonst irgendwie erscheinen. Ich glaube also mich dahin ausdrücken zu können, dass, wenn man will, die von mir beobachteten Thatsachen sich im Sinne Heidenhain's erklären lassen, zum mindesten, dass meine Beobachtungen keinerlei Material gegen die Heidenhain'sche Theorie zu Tage gefördert haben.

Juli 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Die Zeichnungen wurden, wie oben erwähnt, mit Hilfe des Abbé-schen Zeichenapparats bei etwa 1700facher Vergrösserung nach Präparaten gefertigt, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren.

Fig. 1—4. Junge rothe Blutkörperchen, die sich von den Blutinseln eben gelöst haben.
1—3 von der Fläche
4 im Querschnitt gesehen.

Fig. 5—15 erwachsene rothe Blutkörperchen.
5—10 von der Fläche
11—15 im Querschnitt gesehen.

Fig. 16—20. Anschnitte erwachsener Blutkörperchen.
17a und 20a bei gesenktem
17b und 20b bei gehobenem Tubus.

Fig. 21—24. Theilungsstadien der rothen Blutkörperchen (Metrocyten I. Generation).
21a und 23a weniger stark differenziert, also etwas verklumpt.

Fig. 25. Junge Tochterzelle, noch mit Andeutung der Centralspindelfasern und des Flemming'schen Körperchens versehen.

Literatur.

1. Bizzozero, Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarks bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35.
2. Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies. Verhandl. d. physikal.-medic. Gesellsch. zu Würzburg N. F. 29. Bd. 1895, H. 1.
3. Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft 29. Bd. N. F. 12. 1894.
4. Engel, Die Blutkörperchen im bebrüteten Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
5. Flemming, Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphäre. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.
6. Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. II. Theil. Ebendort Bd. 37.
7. M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.
8. Derselbe, Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift für von Kölliker. 1892 Leipzig, W. Engelmann.
9. Derselbe, Cytomechanische Studien. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. I.
10. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 4. Aufl.
11. Klemensiewicz, Ueber Entzündung und Eiterung. Festschrift für A. Rollet. Jena, Gustav Fischer.
12. von Kostanecki, Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Anz. d. Akademie d. Wissenschaften in Krakau. Juni 1895.
13. Reinke, Zellstudien 1. und 2. Theil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
14. Derselbe, Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzungsber. d. Berliner Akademie. 1895, Nr. XXX.
15. Siedlecki, Ueber die Structur und Kerntheilungsvorgänge bei den Leukocyten der Urodelen. Anz. d. Akademie d. Wissenschaften in Krakau, April 1895.
16. van der Stricht, Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. Arch. de Biologie I, XII, 1892.

Ueber vacuolisirte Kerne der Fettzellen mit besonderer Berücksichtigung des Unterhautfettgewebes des Menschen.

Von

Dr. med. et phil. **Arnold Sack** in Heidelberg.

Hierzu Tafel XXII und 8 Figuren im Text.

Diese Arbeit war schon abgeschlossen, und ihre Ergebnisse der französischen Gesellschaft für Dermatologie in Paris, deren Gast zu sein ich damals die Ehre hatte, in der Sitzung vom 9. Mai 1895 mitgetheilt[1]), als Unna seine kurze Notiz über „Lochkerne" im Unterhautgewebe veröffentlichte[2]). Augenscheinlich handelte es sich bei mir und bei Unna um dieselben Dinge; nur gingen wir in der Deutung der von uns unabhängig wahrgenommen Befunde sehr auseinander. Während Unna das Ganze als eine atrophische Erscheinung deutete und nur von „Lochkernen" sprach, deckte ich, wie es aus dem Referat ersichtlich war[3]), welches Unna gleichzeitig mit seiner Notiz über die Lochkerne in die Monatshefte für praktische Dermatologie aufgenommen hat, die wahre Natur dieser Kerne auf, indem ich nachwies, dass diese Kerne vacuolisirte Kerne seien.

Um so wichtiger war es für mich, aus der Notiz von Unna[4]) selbst zu erfahren, dass nach ihrem Abschluss ihm eine Mittheilung von Professor Flemming zugegangen war, aus der es hervorgeht, dass Flemming's Mitarbeiter Meves „an den Fettzellen von Urodelen dieselben Ringkernformen — und bei der

1) Note sur le tissu adipeux par le Dr. A. Sack in Annales de Dermatologie. 1895 Juin p. 458.

2) S. „Zur Kenntniss der Kerne". Monatsh. f. pr. Dermatol. Bd. XX. Juniheft S. 605.

3) Autoreferat über das Fettgewebe mit besonderer Berücksichtigung des Unterhautfettgewebes von Dr. Sack. Monatsh. f. pr. Dermatol. Daselbst S. 621.

4) l. c. S. 607.

drei- bis vierfachen Grösse gegenüber dem Menschen — so zu sagen in Fraktur gesehen habe: hier könne man deutlich mit allen Uebergängen verfolgen, dass erst eine Vacuole im Kern entsteht, dann zunächst nach einer Seite und vielfach nach beiden Seiten durchbricht". Flemming bemerkte noch dazu: „Sonderbar bleibt es dabei, dass gerade nur die Fettzellenkerne für diesen Vorgang disponirt zu sein scheinen, denn an denen der Bindegewebs- und anderer Zellen in loco hat Meves ihn nicht gefunden."

Ich freue mich, diese neueren, bis jetzt nur im Nachtrag zu Unna's Aufsatz veröffentlichten Befunde von Meves bestätigen zu können (s. unten S. 458). Im Urodelenfett habe ich freilich so schöne Kernvacuolen, wie bei keiner anderen von den von mir untersuchten Species des Fettgewebes gesehen. Doch bestehen beim Menschen ganz analoge Verhältnisse, und lassen sich im Menschenfett, wie aus der weiteren Darstellung ersichtlich, die Kernvacuolen trotz der Kleinheit der Objecte gerade so deutlich darstellen.

Um so merkwürdiger erscheint es, dass bis heute solche Bildungen von keiner Seite beachtet und verzeichnet wurden. Ich habe die ganze Literatur der Fettzelle nach dieser Richtung sorgfältigst durchstudirt — von Schwan bis auf die neuesten Arbeiten —, vermisse aber bei allen den Hinweis auf die Vacuolisirung des Fettzellkernes. Dies ist auch der Grund, warum ich hier unnöthig ermüdende Excursionen auf dieses weitläufige Gebiet des literarischen Nachweises im Interesse des Lesers unterlasse.

Was daran Schuld war, dass die Kernvacuolen der Fettzellen bis heute übersehen wurden, kann ich nicht sagen. Vielleicht lag es an der Unvollkommenheit der bis heute angewandten Färbemethoden, vielleicht aber auch am Mangel an Interesse für die Histologie der reifen Fettzelle. Aber — wird man erwidern — die Fettzelle stand ja immer im Mittelpunkt des Interesses bei den Histologen! Ja, die werdende, aber nicht die gewordene Fettzelle. Es ist wahr, dass die Histologen seit jeher die Schicksale der Fettzelle im Körper mit ganz besonderem Interesse studirten. Das Leitmotiv dieser Forschungen war und blieb aber stets die Frage nach der Herkunft der Fettzelle. Diese Frage wollte man vor allem lösen und um ihretwegen verwickelte man

sich häufig in eine recht heftige Polemik. So herrscht bis auf den Tag keine Einigkeit darüber, ob die Fettzelle ein Gewebselement sui generis (Rollet, Toldt, Klein, Ranvier u. A.), oder nur eine in physiologischer Umwandlung begriffene Bindegewebszelle sei (Flemming).

Viel weniger schien man sich dagegen für die gewordene, reife Fettzelle zu interessiren, was wohl durch die ausserordentliche Monotonie des Fettgewebes zu entschuldigen ist. Man glaubte, den feineren Bau einer reifen Fettzelle genügend zu kennen und ihren histologischen Typus sicher ergründet zu haben, und erwartete keine Ueberraschungen mehr von dieser Seite.

Dass unsere Kenntnisse von der Fettzelle dennoch nicht ganz abgeschlossen und erschöpft sind, beweist zu Genüge diese Untersuchung, welche bis heute gänzlich ungekannte Verhältnisse an den Kernen der Fettzelle zu Tage fördert.

Dass die Literatur keine analogen Befunde für den Fettzellkern ergiebt, ist schon hervorgehoben worden. Aber auch dasjenige, was sich in der Literatur der Zelle überhaupt von vacuolenartigen Einschlüssen des Kerns findet, lässt sich nicht mit den Vacuolen der Fettzellkerne auf gleiche Stufe stellen. Denn, was die Autoren bis heute als vacuolenartige Einschlüsse der Kerne beschrieben haben, bezieht sich z. Th. auf rein pathologische Vorgänge (Key und Wallis[1]), z. Th. auf Schrumpfungserscheinungen bei Untersuchung des frischen Gewebes in Wasser (Auerbach[2]), z. Th. wieder auf Vacuolen der Kernkörperchen und nicht der Kernsubstanz (Auerbach, Flemming[3]), z. Th. auf Begleiterscheinungen bei oder nach der Kerntheilung (Auerbach, Flemming, Strassburger[4]). Wenn Schottländer[5]) der Kernvacuolen in ruhenden Zellen der Desce-

---

1) A. Key und Wallis, Experimentelle Untersuchungen über die Entzündung der Hornhaut. Virch. Arch. Bd. LV. 1872. S. 296.

2) L. Auerbach, Organologische Studien 1—3. Breslau 1874.

3) Auerbach l. c. S. 144. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882. S. 151.

4) Auerbach l. c. S. 167. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Dieses Arch. B. XXIX. S. 389. Strassburger, Ueber Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875. S. 191.

5) J. Schottländer, Ueber Kern- und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothelder entzündeten Hornhaut. Dieses Arch. B. XXXI, 1889.

metica Erwähnung thut, so waren seine Vacuolen jedenfalls sehr unscheinbar, so dass er nicht mal alle als Vacuolen ansprechen kann.

Kurzum, kein einziger von den in der Literatur verzeichneten Befunden lässt sich auch entfernt mit der typisch-generellen Erscheinung der Kernvacuolisirung bei Fettzellen vergleichen.

Ueber die Methoden und den Gang der Untersuchung.

Als Ausgangspunkt für die ganze Reihe der späteren Beobachtungen diente mir die histologische Untersuchung eines winzigen cutanen Lipoms, das ich einem Kranken, der vor kurzem frische Syphilis durchgemacht haben wollte, exstirpirt hatte. Schon bei flüchtiger Durchsicht der ziemlich dünnen (10—12 μ) mit polychromen Methylenblau gefärbten und mit Tannin entfärbten Schnitte fielen mir scharf begrenzte sphärische und elliptische Hohlräume in den Kernen der Mehrzahl der Fettzellen auf, die den Tumor bildeten. Da ich zu jener Zeit von der Existenz solcher Höhlenbildungen in den Kernen nichts wusste, glaubte ich eine pathologische Erscheinung vor mir zu haben, die entweder mit der Natur des Lipoms oder sogar mit der durchgemachten Lues in irgend einem Zusammenhang stehen müsste. Aber eine genaue Durchsicht anderer Präparate der Haut und des subcutanen Fettgewebes, die nach derselben Methode behandelt waren und die weder von lipomatöser, noch von luetischer Haut herrührten, überzeugte mich, dass die beim Lipom zuerst wahrgenommene Erscheinung einen allgemeinen Charakter hatte. Ganz gleiche Höhlenbildungen fanden sich überall im subcutanen Fett, gleichviel ob von normaler oder von entzündlich afficirter, ob von jugendlicher oder von infantiler Haut. Da ich daraus den Schluss wohl ziehen durfte, dass das Phänomen der Kernaushöhlung nichts specielles, vielmehr etwas sehr typisches und generelles darstellt, stellte ich es nun mir zur Aufgabe, den Panniculus adiposus des Menschen nach verschiedenen Richtungen in Rücksicht auf das wahrgenommene Phänomen zu studiren.

Zu diesem Zweck unternahm ich eine Reihe von zahlreichen Untersuchungen des Fettpolsters unter möglichst divergenten Bedingungen. Das reiche Material, das ich für diese Untersuchungen

benutzt habe, verdanke ich Herrn Geh. Rath Prof. Dr. Arnold, der mir gestattet hat, das Leichenmaterial des pathologischen Institutes in Heidelberg für den Zweck zu verwerthen. Ich bin Herrn Geh. Rath Arnold dafür zu grossem Danke verpflichtet.

Da es sich im Laufe der Untersuchungen herausgestellt hat, dass die bei den Zellkernen des Unterhautzellgewebes entdeckten Bestandtheile zum Bilde eines typischen Fettzellkernes scheinbar gehörten, so musste ich meine Untersuchungen der Vollständigkeit wegen auch auf das interstitielle Fett der inneren Organe des Menschen ausdehnen, um auf diese Weise festzustellen, ob das Vorkommen der fraglichen Gebilde in diesen Bezirken des „Fettorganes", um mit Toldt zu reden, es erlauben würde, das Fettgewebe des menschlichen Organismus in seiner Totalität in Bezug auf die wahrgenommene Eigenthümlichkeit unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu stellen.

Schliesslich habe ich zur Vervollständigung der von mir bei Erwachsenen und bei Kindern gewonnenen Resultate auch das Fett der menschlichen Embryonen zur Untersuchung herangezogen und meine Untersuchungen auch auf die Fettzellen der Amphibien ausgedehnt.

Was die Präparationsmethoden anbelangt, die ich bei dieser Untersuchung in Anwendung gezogen habe, so war das gewöhnliche Verfahren etwa folgendes.

Die betreffenden Hautstücke wurden gewöhnlich mitsammt ihrem Fettpolster der Glutaealgegend — weil der fettreichsten — entnommen. Das exstirpirte Stück wurde in drei Theile zerlegt, von denen jeder in besonderer Flüssigkeit gehärtet wurde. Es wurden im Ganzen drei Härtungsmittel von mir angewandt, wie: absoluter Alcohol, conc. 5 % wässerige Sublimatlösung und die Müller'sche Flüssigkeit[1]). Durch diese gleichzeitige Anwendung von dreierlei Härtungsmethoden ist der Einwand von vornherein widerlegt worden, als ob die Vacuolen der Kerne nur ein Kunstprodukt wären, welches einer Schrumpfung infolge eines bestimmten Härtungsverfahrens seine Entstehung verdanke, — ein Einwand, den ich wohl erwarten musste. Denn, wie aus

1) Später benutzte ich auch auf Flemmings Vorschlag Chromosmiumessigsäure.

späterer Beschreibung ersichtlich sein wird, ändert die Härtungsmethode an und für sich so gut wie gar nichts am Phänomen selbst, nur dass die eine — und namentlich die mit Müller'scher Flüssigkeit, die bekanntlich am wenigsten Schrumpfungen erzeugt — schönere aber nicht wesentlich andere Bilder liefert, als die beiden anderen. Mit allen 3 Methoden lässt sich aber das Phänomen in unzweideutigster Art darstellen.

Nachdem die Objecte genügend gehärtet waren (nach Sublimat wurde jodirter Alcohol, nach Müller'scher Flüssigkeit — gründliches Auswaschen im fliessenden Wasser und Aufbewahren unter Abschluss von Licht in Alcohol von steigender Concentration angewandt), wurden die Präparate z. Th. in Celloidin, grösstentheils aber in Paraffin eingebettet, — letzteres, um besonders feine Schnitte zu erzielen. Die Einbettung in Paraffin geschah nach dem Verfahren, welches Heidenhain[1]) für besonders feine Schnitte zum Zwecke der Kernstudien empfiehlt, d. h. die Objecte wurden aus dem Alcohol für mehrere Stunden in eine Mischung von gleichen Theilen Alcohol und Bergamottöl, alsdann in reines Bergamottöl und schliesslich in warmes Paraffin im Wärmekasten bei 38° C. (gewöhnlich mischte ich eine harte Sorte Paraffin mit einer weicheren zusammen) gethan. Nach längerem Verweilen im Paraffinkasten wurden die Objecte in Blöcke gegossen und in Schnittserien zerlegt. Um möglichst feine Schnitte zu bekommen, trennte ich gewöhnlich noch vor der Einbettung die Epidermis und einen Theil der Cutis von dem darunterliegenden Unterhautfettgewebe ab, und verwendete nur das letztere allein zum Schneiden da ja sonst der Widerstand beim Schneiden zu gross wäre, und so mein Wunsch, möglichst dünne Schnittserien zu erhalten, gewiss vereitelt worden wäre. Auf diese Weise gelang es mir, mitunter Schnittserien von 6—7 μ Dicke zu bekommen, was bei einem Gewebe von so ungleichmässiger Resistenz, wie das subcutane Fett, mit seinen dickwandigen, nur locker in das Fett eingelassenen Blutgefässen und seinen derben Bindegewebszügen, wohl als die äusserste Grenze des technisch ausführbaren betrachtet werden darf. Die Schnitte wurden nicht immer in derselben Ebene durchgelegt: einmal wurden sie tangential, das

1) M. Heidenhain, „Ueber Kern und Protoplasma". Festschrift, Kölliker vom Anatomischen Institut Würzburg gewidmet. Leipzig 1892.

andere Mal senkrecht zur Hautoberfläche geführt. Die ersteren Schnittserien waren aber durchweg feiner.

Heidenhain's Rathschlägen folgend, habe ich die Schnitte auf gut gereinigte, nur mit einer Spur Wasser benetzte Objectträger gebracht, sorgfältig ausgebreitet und über der Flamme vorsichtig erhitzt, um das überschüssige Wasser verdunsten zu lassen. Sodann wurden die Objectträger auf 12—24 Stunden in einen Brütkasten bei 37° C. constanter Wärme gebracht. Daraufhin klebten die Schnitte so fest am Glas, dass auch der stärkste Wasserstrahl sie nicht wegschwemmte.

Diese saubere und so einfache Methode des Festklebens verdient vor den Schellack- und Eiweissmethoden deswegen Vorzug, weil sie absolut reine Bilder ergiebt, in die kein fremdes Medium dazwischen kommt, das ja doch vom Brechungscoëfficienten des Glases verschiedenes Brechungsvermögen besitzen könnte, was bei sehr feinen Schnitten wohl sehr in Betracht kommt.

Die Entfernung des Paraffins aus den Schnitten geschah in üblicher Weise, indem das durch mehrstündiges Verweilen im Paraffinkasten weich gewordene Paraffin über der Gasflamme vorsichtig erwärmt wurde, und dann das Objektglas in ein hohes Gefäss mit Xylol versenkt wurde, um die Spuren von Paraffin ganz abzuspülen. Nun wurde der Objektträger in eine Wanne mit Alcohol gebracht und schliesslich mit destillirtem Wasser kräftig abgespült. Jetzt waren die Schnitte fertig zum Färben.

Die Färbung der auf dem Objektglas festgeklebten Schnitte nahm ich en bloc vor. Die entsprechend verdünnte Grübler'sche Stammlösung polychromen Methylenblaus nach Unna wurde mittels Pipette für die Dauer von einer bis höchstens drei Minuten auf den Objektträger gebracht, sodass die Farbschicht alle Schnitte gleichmässig bedeckte. Alsdann wurde die Farblösung durch einen kräftigen Strahl destillirten Wassers abgespült und auf die feuchten Schnitte $33^1/_3$ % wässerige Tanninlösung aufgetragen. Die Entfärbung durch Tannin vollzieht sich bei so feinen Schnitten sehr schnell, und man sieht die Schnitte ihr Blau in dichten Wolken an das Tannin abgeben, welches durch die Farbe selbst grün gefärbt wird, während die Schnitte einen deutlichen Stich in's violett-röthliche erhalten. Sobald diese Metachromasie der Schnitte, die mit unbewaffnetem Auge ohne weiteres

erkannt werden kann, deutlich hervorgetreten ist, was in der Regel, je nach der Dicke der Schnitte, in einer bis zwei, höchstens drei Minuten erreicht ist, wird die Tanninlösung sorgfältig abgespült, um alle Spuren von ihr zu entfernen. Sollte sich bei flüchtiger Betrachtung im Mikroskop zeigen, dass die Entfärbung und somit die Differenzirung der Schnitte nicht weit genug gediehen ist, so nimmt man eine wiederholte Entfärbung vor, indem man zum zweiten Mal einige Tropfen Tanninlösung für ganz kurze Zeit auf das Glas bringt und dann sofort wieder mit destillirtem Wasser abspült. Sodann wird der Objektträger behufs Entwässerung für einige Sekunden in ein hohes, mit absolutem Alkohol gefülltes Gefäss versenkt und kommt darauf in ein ähnliches Gefäss, das mit Xylol gefüllt ist. Aus dem Xylol kommen nun die Schnitte in Xylol-Canadabalsam und sind somit fertig für die Untersuchung.

Auf diese Weise, nach der Methylenblau-Tanninmethode gefärbte Schnitte des Fettgewebes ergeben überaus zierliche, scharf differenzirte, für das Studium der Kernstruktur der Fettzellen sehr günstige Bilder.

Bei Celloidinschnitten musste das Verfahren entsprechend abgeändert werden. Die von Celloidin in einer Mischung von Aether und Alkohol ana befreiten Schnitte wurden für 1—2 bis 3 Minuten in die polychrome Methylenblaulösung gebracht, dann kurz in Wasser ausgewaschen und in $33\,{}^{1}/_{3}\,{}^{0}/_{0}$ Tanninlösung gethan. Aus derselben kamen sie für einige Minuten in destillirtes Wasser, dann kurz in Alkohol und schliesslich in Xylol und Xylol-Canadabalsam.

Ausser dieser für meinen Zweck ganz besonders geeigneten Färbungsmethode wandte ich mitunter auch gewöhnliche Kernfärbungsmittel, wie Hämatoxylin u. A., an. Nur bei besonders gut gelungener, fein abgetönter Tinction mit solchen Farbstoffen traten die Struktur des Fettzellkernes und seine Vacuolen mehr oder weniger scharf hervor[1]), während sie bei einer weniger

---

1) Bei grösseren Kernen, wie sie bei urodelen Amphibien im Fettgewebe vorkommen, ergiebt auch die gewöhnliche Borax-Carminfärbung sehr prägnannte Bilder (vgl. unten den Abschnitt „Ueber das Fettgewebe der Amphibien“ S. 458).

zarten Färbung, was die Deutlichkeit anbelangt, weit hinter den Methylenblaupräparaten standen.

Deswegen möchte ich für die Untersuchung der Kerne und ihrer Einschlüsse in erster Linie die Methylenblau-Tanninmethode aufs wärmste empfehlen.

Nur nebenbei wurde auch die von Heidenhain modificirte Biondi'sche Färbung mit dem bekannten 3-Farbengemisch, sowie die von Heidenhain[1]) empfohlene Hämatoxylin-Eisenlack-Methode versucht. Beide zeigten keine wesentlichen Vorzüge vor der Methylenblau-Tanninmethode und liessen auch nichts mehr entdecken, als was schon mit dieser Färbung so schön sichtbar gemacht wurde, so dass ich sie bald verlassen konnte.

Jugendlicher Panniculus.

Meine eigenen Beobachtungen gebe ich zunächst nach Präparaten des Panniculus eines 24 jährigen, gut genährten Mannes, der nach kurzem Leiden an Perforationsperitonitis in Folge innerer Einklemmung gestorben war. Ich wähle diesen Fall, um sicher zu sein, es mit völlig gesundem Fettgewebe eines jugendlichen Individuums zu thun zu haben. Die Untersuchungsergebnisse erwiesen denn auch, dass nirgends Abnormitäten in dem Panniculus und in der nicht unmittelbar von dem Krankheitsprocess betroffenen Geweben vorhanden waren.

Bei der Betrachtung der Präparate mit schwacher Vergrösserung (Zeiss-A) überzeugt man sich, dass der Habitus des Unterhautfettgewebes in jeder Beziehung der Norm entspricht. Die Vascularisation ist sehr mässig. Irgendwelche nicht zum Fettgewebe als solchem gehörende Elemente sind nirgends zu erkennen. Weder sind die zelligen Elemente des interstitiellen Bindegewebes in Wucherung begriffen, noch sind irgendwo Leukocytenhaufen zu bemerken. Auch ist das fibröse Gewebe der Bindegewebssepten in tinctorieller, wie in optischer Beziehung, gänzlich normal. Von hyperplastischen Vorgängen ist in diesen Elementen der Tela subcutanea nichts zu entdecken.

Dementsprechend erweist sich auch der aus Fettzellen bestehende Inhalt der Bindegewebsmaschen, in Gemässheit des

---

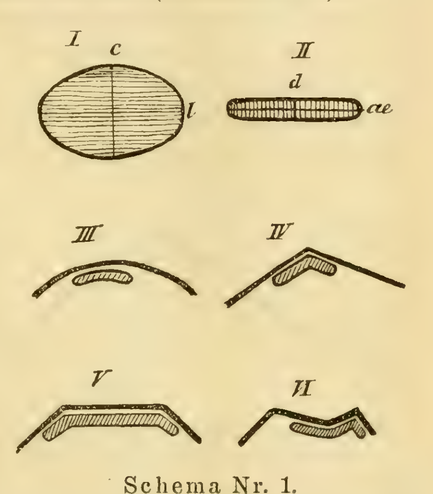
1) Heidenhain l. c., S. 118.

jugendlichen Alters und des vorzüglichen Ernährungszustandes der Leiche, als allem Anschein nach völlig normal. Die Fettlappen und Läppchen sind gut entfaltet, weder geschrumpft, noch gequollen, und die polygonalen Maschen des Bindegewebsgerüstes gut ausfüllend. Die Fettzellen selbst schön gross, durch gegenseitige Compression von meist polyëdrischer Gestalt, die auf den Schnitten die Formen von ziemlich regelmässigen Tetra-, Penta- und Hexagonen, oder Rhomben und Trapezen annimmt. An vielen Stellen lassen sich die den Zellmembranen entsprechenden Fachwerklinien, deutlich als zwei discrete Linienelemente erkennen, und an den Ecken der zusammenstossenden Membranflächen befinden sich solche häufig in deutlicher Dissociation, sodass man ohne weiteres die jeder Zelle zukommende Membran unterscheiden kann. In den schmalen intercellulären Interstitien trifft man vereinzelte oder gruppirte Bindegewebskörperchen oder Quer- und Schrägschnitte durch Capillaren, oder schliesslich etwas von der faserigen Intercellularsubstanz selbst an.

Die durch Alkohol extrahirten Fetttropfen scheinen im Leben den ganzen Leib der Zelle ausgefüllt zu haben, da von serös-plasmatischen Bestandtheilen der Zelle, abgesehen von der überdehnten und daher äusserst dünnen Membran, die ja auch als verdichtete Randzone des ursprünglichen Zellprotoplasmas zu betrachten ist, und von ganz unansehnlichen, an die Wand gedrückten Plasmaklümpchen in der nächsten Umgebung des Kernes, keine Ueberbleibsel des ursprünglichen Zellinhaltes mehr sichtbar sind. In Folge dieser Ueberdehnung der Zelle kommt der Kern selbst weniger deutlich zur Geltung. Uebrigens kommt es dabei auch auf die Ebene an, in welcher der Kern getroffen wurde. Da durch den übermässigen Druck des grossen Fetttropfens der Kern ganz plattgedrückt wird, so wird er meistens zum scheibenförmigen, ellipsoiden Gebilde, dessen Form an die der rothen Blutkörperchen der Vögel lebhaft erinnert. Der Längen- und Breitendurchmesser der Kernscheibe übersteigt mitunter um's drei- bis fünffache ihren Dickendurchmesser. Selbstverständlich passt sich die Form des Kerns der nächsten Umgebung an, so dass er die eine von seinen Scheibenflächen der Membran, die andere dem Zelleninneren zukehrt, während sein kleinster Durchmesser senkrecht zur Tangente des Flächenelementes der Zellmembran, an welches er sich anlehnt, zu stehen kommt.

Da überdies der sich der Zellmembran anschmiegende Kern der Wölbung derselben folgt, wobei er häufig in eine Zellenecke zu liegen kommt, welche von zwei anstossenden, durch gegenseitige Zellenabplattung winklig aufeinandergestellten Flächenelementen der Membran gebildet wird, so zeigt er häufig allerlei Krümmungen und Faltungen, je nach den Krümmungen und Faltungen der Zellmembran. Das beigefügte Schema veranschaulicht diese Verhältnisse, indem es einige Beispiele dieser Verbiegung der Kernscheibe in einer zu ihrer Aequatorialebene senkrecht geführten Schnittebene vorführt (Schema Nr. 1).

Trifft der Schnitt den Kern in seiner Aequatorialebene, so bekommt man schön abgerundete, relativ grosse, kreisförmige oder ovale Bildungen auf den Schnitten zu sehen (Schema 1, *I*), fällt die Schnittebene dagegen mit dem Dickendurchmesser zusammen, so kommt vielmehr eine spindelförmige Kerngestalt zu Stande, die abgerundete Enden hat (Schema 1, *II*).



Schema Nr. 1.

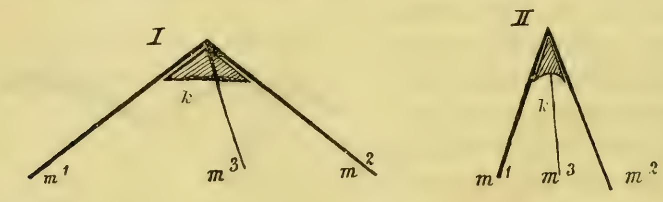
I. Kern von der Fläche gesehen: c = Breiten-, l = Längendurchmesser. *II.* Kern von der Seite gesehen: ae = Aequatorialebene; d = Dickendurchmesser. *III—VI.* Verschiedene Krümmungsformen der Kerne.

Schliesslich bekommt man auch dreieckige, oder, richtiger gesagt, tetraëdrische Formen zu sehen, — dort namentlich, wo die Kerne in den Ecken der Zellen liegen, welche von drei zusammenstrebenden Flächenelementen der Zellmembran gebildet werden (Schema Nr. 2).

Solche Kerne sind naturgemäss weniger stark abgeplattet.

Bei starker Vergrösserung (hom. Immers. $^1/_{12}$) überzeugt man sich nun, dass alle Zellen durchweg r u h e n d e Kerne führen. Vor allem fällt die äussere Verdichtungszone der Kernsubstanz auf, welche bei flüchtiger Betrachtung wohl als Kernmembran imponiren könnte, bei genauer Einstellung dagegen keinerlei structurelle Verschiedenheit von der das Kerninnere

ausmachenden Substanz aufweist, höchstens nur die, dass die winzigen Chromatinkörnchen, welche bei der Färbung mit polychromem Methylenblau, je nach dem Grade der Metachromasie bald röthlicher, bald bläulicher erscheinen [1]), hier etwas regelmässiger und auch dichter gruppirt sind, als im Kerninnern, wo sie an verschiedenen Stellen sehr verschiedene Dichte und verschiedene Gruppirung zeigen. Von dieser in optischer Projection wie perlschnurartig aussehenden Randsubstanz des Kernes begeben sich in äusserst zierlichen und feinen Netzen Bälkchen der Chromatinsubstanz nach dem Innern des Kerns zu. Diese Bälkchen lassen bei guter Färbung äusserst kleine Granula erkennen. An vielen Stellen ballen sich solche Granula zu etwas grösseren Klümpchen und Körperchen zusammen, die etwas energischere Tinction zeigen, als die der kleineren Granula der Chromatinfäden in der übrigen Kernsubstanz. Doch fehlt ihnen meistens jede scharfe



Schema Nr. 2.
I—II Tetraëdrische Kernformen in den Zellenecken. *K* = Kerne. m^1, m^2, m^3 = verschiedene Flächenelemente der Membran.

Begrenzung und Individualität. Sie sind vielmehr als Verdichtungscentren der granulirten Substanz der Kernfäden an den Stellen, wo solche miteinander zusammenstossen, anzusehen (Schema 3), denn mit ihren unregelmässigen Fortsätzen greifen sie nach allen Seiten in das lockere Fadenwerk der Kernsubstanz ein, in welches diese Fortsätze unmerklich auch übergehen. In der Vertheilung solcher Verdichtungscentren oder Knoten kann des Weiteren keine Gesetzmässigkeit erkannt werden.



Schema Nr. 3.

1) Diese Verschiedenheit in der Färbung der Kernstructuren bei Anwendung der Methylenblau-Tannin-Methode führt Unna (Mon. f. pract. Dermat. 1895. H. 11, S. 599 ff.) auf die Verschiedenheit der chemischen Reaction der Kerne zurück, insofern als nach seiner Annahme die sauren Kerne violette, und die basischen Kerne blaue Tinction annehmen.

Die zwischen den einzelnen Fäden des Kerngerüstes belegene Substanz ist bei der beschriebenen Tinktionsmethode nicht weiter differenzirbar. Ganz transparente Lücken trennen die Fäden voneinander. Das System dieser zwischen den Fäden belegenen Lücken dürfte dem „Kernsaft" der Autoren entsprechen.

Unter den Verdichtungscentren des Chromatins finden sich einige, die sowohl durch ihre Grösse wie durch intensive Tinction auffallen und nach dem üblichen Herkommen als echte Nucleoli angesprochen werden können, obwohl sie weder structurell noch tinctoriell grundsätzliche Verschiedenheit von den übrigen kleineren Verdichtungscentren aufweisen. Die Zahl solcher „Kernkörperchen" in einem Kern ist sehr wechselnd. Wie gross aber und wie scharf umschrieben sie auch immer sein mögen, sie lassen ihre Continuität mit dem übrigen Chromatinfadenwerk nie vermissen, mit dem sie durch kurze Fäden stets in Verbindung bleiben.

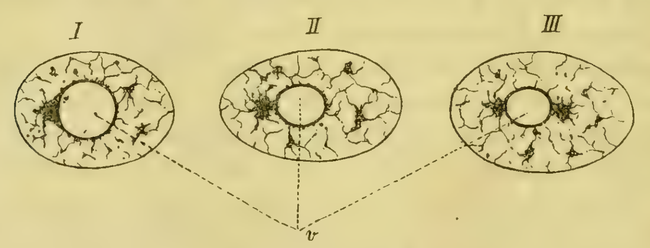
Neben den nucleolenartigen Verdichtungscentren der Chromatinsubstanz des Kerns nimmt man nun Gebilde war, die von nun ab unsere Aufmerksamkeit in vollem Maasse in Anspruch nehmen sollen. Es sind dies äusserst regelmässig geformte sphärische oder ellipsoide Hohlräume, die durch ihre scharfe Begrenzung, völlige Transparenz und Strukturlosigkeit dermassen von der sie umgebenden Kernsubstanz unterschieden sind, dass sie auch auf ziemlich dicken Schnitten, geschweige denn auf ganz feinen Präparaten, ohne weiteres erkannt werden können.

Ihre Lagerung zu den Nucleolen ist geeignet, die Vorstellung aufkommen zu lassen, als gehörten sie gewissermassen zu denselben, und hingen ihnen wie Tropfen an.

Dass gewisse örtliche, — ja, vielleicht auch genetische — Beziehungen zwischen den Chromatinklumpen, die als Nucleolen imponiren, und diesen regelmässigen Hohlgebilden bestehen müssen, ergiebt sich aus dem Umstand, dass man so gut wie keine einzige derartige sphärische Aushöhlung des Kerns antrifft, die — ob gross oder klein — nicht einen oder mehrere (meistens zwei) solcher Nucleoli in der allernächsten Umgebung ihres Randes zeigte. Einmal liegt der Nucleolus ganz dicht dem Rande des Hohlsphäroids an, ein anderes Mal sind die beiden etwas weiter auseinander gerückt: dann erkennt man aber meistens ein kurzes Verbindungsstück — in Form eines gröberen Chromatinfadens —

zwischen dem Nucleolus und dem Rande des Sphäroids. Da nun dieser Rand selbst von verdichteter etwas körniger Chromatinsubstanz gebildet ist, die sich wie ein kräftig contourirter Ring von der Helligkeit des Binnenraums des Sphäroids abhebt, so gewinnt man mitunter wirklich den Eindruck, als ob dieser aus verdichteter Chromatinsubstanz bestehende Ring noch zur Substanz des Nucleolus selbst gehören würde, zumal man häufig auf dem entgegengesetzten Pol des Sphäroids ein zweites Kernkörperchen findet, das in einem ganz gleichen Verhältniss zum selben steht, wie das erste, so dass man daran denken kann, dass die beiden polaren Kernkörperchen ursprünglich zusammengehörten und erst durch das Wachsthum des sphärischen Tropfens oder der Vacuole auseinandergedrängt wurden. (Schema No. 4).

Dies alles trifft aber zu, so lange das Sphäroid noch sehr kleine Dimensionen hat. Nimmt es dagegen an Grösse bedeutend



Schema Nr. 4.
v = Vacuolen der Kerne. *I* zeigt einen Nucleolus am Vacuolenrand; *II* einen Nucleolus mit kurzem Verbindungsfaden; *III* zwei polare Nucleoli.

zu, so ändert sich das Verhältniss dann sehr erheblich, denn die Vacuole ist jetzt dasjenige Gebilde, das in den Vordergrund tritt, während die Nucleoli im Verhältniss zu ihr beinahe verschwinden und zu ganz unansehnlichen Gebilden werden, die sich dem Rande des Sphäroids eng anschmiegen und im Uebrigen sich kaum in etwas von anderem Verdichtungscentren der jetzt stark comprimirten Kernsubstanz unterscheiden.

Eine derartige Präponderanz der Vacuole gegenüber dem Zurücktreten der eigentlichen Kernsubstanz ist aber jedenfalls nur eine sekundäre Erscheinung, die wohl der Ausdruck einer mit grosser Spannung und Compression der Umgebung einhergehenden Ausdehnung der Vacuole ist. Für die Beurtheilung der Genese und speciell der Beziehung der Vacuole zu den Kernkörperchen ist

dieser spätere Zustand der Ausdehnung und Compression nicht mehr massgebend; viel wichtiger dagegen ist der ursprüngliche Zustand, der sich an die Entstehung der Vacuole knüpft. Und gerade die Lagerung, sowie der Zusammenhang der Vacuolen mit den Nucleolen, im Beginn ihrer Entwickelung, machen, wie ich oben gesagt habe, den Eindruck, als ob der sphärische Tropfen in der Substanz des Nucleolus selbst, d. h. intranucleolär geboren werde, und erst später im Laufe seines Wachsthums langsam aus ihm heraustrete.

Diese Vorstellung wäre sehr plausibel, wenn die Nucleoli der Fettzellenkerne wirklich in sich abgeschlossene, scharf von der Umgebung abgegrenzte Körper, von wesentlich anderer Beschaffenheit, als die übrige Kernsubstanz, wären. In der Wirklichkeit sind es aber nur etwas dichtere Chromatinansammlungen an den Stellen, wo mehrere Chromatinfäden zusammenstreben. Unsere Nucleolen sind mit anderen Worten nur Knoten, welche die an einem Punkt zusammenlaufenden Fäden zusammenknüpfen. Sie sind in ihrer Struktur, und wahrscheinlich auch Substanz, kaum wesentlich verschieden von den zahlreichen kleineren Verdichtungscentren, bezw. den Fäden des Chromatins selbst. Unter solchen Verhältnissen kann aber kaum von einer rein intranucleolären Entstehung der Tropfen die Rede sein, was ja doch einen Gegensatz zwischen der nucleolären und der übrigen Chromatinsubstanz voraussetzt. Dagegen wird es Jedermann einleuchten, dass dort, wo die Chromatinsubstanz besonders dicht aufgespeichert ist, wie in den Nucleolen, auch der biochemische Umsetzungsprocess derselben ein lebhafterer sein muss, als auf anderen Punkten des Kerngerüstes, und dass es daher vorzugsweise die Nähe des Kernkörpers ist, welcher die Vacuole ihre Entstehung verdankt, dass mit anderen Worten, die Vacuolen para- oder juxtanucleoläre Gebilde sind. Der physiologische Einfluss des Kernkörperchens auf die Entstehung der Vacuolen wird somit von uns zugegeben, ohne dass wir zum gekünstelten morphologischen Schema einer intranucleolären Entwickelung Zuflucht zu nehmen brauchten. Wir wissen doch zu gut, dass der Nucleolus von der übrigen Kernsubstanz nach keiner Seite hin abgeschlossen ist, vielmehr überall in Continuität mit ihr bleibt.

Man kann die verschiedensten Entwicklungsstufen solcher

Vacuolen in den Fettzellen beobachten, — von den winzigen, kaum wahrnehmbaren Lücken bis zu $^3/_4$ des Kernraumes ausfüllenden grossen Sphäroiden. Je grösser die Sphäroide, um so distincter ihre Abgrenzung gegen die Umgebung, was wohl auf die Verdrängung und somit auch die Verdichtung der dem Hohlraum zunächst liegenden Kernsubstanz zurückgeführt werden muss. Bei den grössten unter den Vacuolen erscheint die verdichtete Chromatinschale des Sphäroids wie ein dicker lebhaft gefärbter Rand.

In der Regel befindet sich eine erst im Beginn ihrer Entwickelung begriffene Vacuole so ziemlich in der Mitte des Kernes; nur selten ist sie randständig. Sind zwei oder mehr Vacuolen in einem und demselben Kern eingeschlossen, so liegt eine von ihnen mehr oder weniger central, während die übrigen eine excentrische Lage haben und von der centralen Vacuole durch mehr oder weniger breite Brücken Kernsubstanz getrennt sind. Werden aber die Vacuolen durch das Wachsthum oder Zusammenfliessen von zwei benachbarten Tropfen — was aus einigen Präparaten, wo die Bläschen im Moment der Vereinigung ertappt sind, mit Deutlichkeit hervorgeht (Schema N. 5) — so gross, dass sie einen erheblichen Theil des Kernraumes ausfüllen, so nehmen sie im Kern meistens eine ganz bestimmte Lage an. Auf die Aequatorialebene der flachen Kernscheibe bezogen, bleiben sie nach wie vor central gelegen, während sie im Dickendurchmesser der Kernscheibe derjenigen Fläche der Scheibe immer näher rücken, welche dem Zelleninnern, d. h. dem Fetttropfen der Zelle zugekehrt ist, bis sie schliesslich den Kernrand erreichen, und ein Theil ihrer Peripherie aus dem Kernraum herausragt (vgl. Schema No. 6).

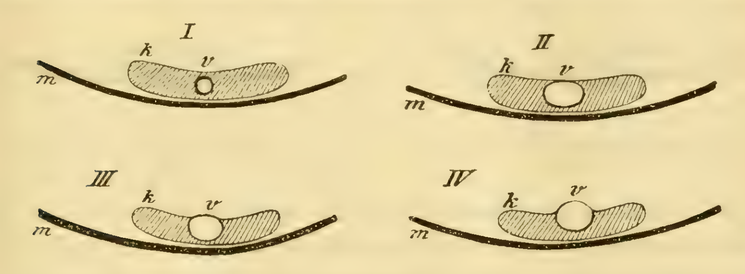


Schema Nr. 5.
v = Vacuolen in Vereinigung begriffen.

Während des weiteren Vorrückens der Vacuole nach aussen verdünnt sich die Randschicht der Kernsubstanz, welche die Vacuole von dem Zelleninnern noch trennt, immer mehr, bis sie schliesslich zu einer äusserst zarten durchsichtigen Hülle wird, die auf dem Schnitt wie ein überaus feiner Saum das aus dem Kern herausgequollene Segment der Vacuole überzieht. So findet man häufig Kerne, — namentlich wenn sie vom Mikrotommesser in einer auf ihre Aequatorialebene senkrechten Ebene halbirt

sind —, die einen schmalen Leib haben und deren centrale Partie von einem Segment der zum Theil schon herausgequollenen Vacuole ausgehöhlt ist, während das andere Kugelsegment der letzteren schon ausserhalb des Kerns, auf der dem Fettinhalt der Zelle zugekehrten Seite, liegt. Der feine Saum des ausserhalb des Kerns befindlichen Segments setzt sich continuirlich einerseits in die Umrandung des innerhalb des Kerns befindlichen Segmentes, andererseits aber auch in die Kernumrandung selbst fort (vgl. Schema 7).

Aus solchen Bildern folgt es aber mit grosser Sicherheit, dass die Vacuolen, welche allem Anschein nach in der nächsten Nähe der Kernkörperchen geboren werden, die Tendenz haben, sich im Kern durch Wachsthum oder Zusammenfliessen excentrisch auszudehnen und schliesslich, nachdem sie eine gewisse Grösse erlangt haben, nach aussen, gegen das Innere der Fett-



Schema Nr. 6.
I—IV Vacuolen in progressiver Bewegung (gegen den Kernrand zu) dargestellt. m = Zellmembran; k = Kern; v = Vacuole.

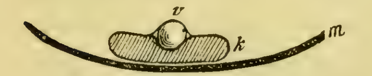
zelle zu, hinauszuwandern. Zum Schluss durchbricht die Vacuole ihre zarte aus dünn ausgespannter Kernsubstanz bestehende Kuppe und schlüpft in das Innere der Zelle heraus, während der concav ausgehöhlte Theil des Kernleibes, der die Vacuole beherbergt hatte, noch eine Zeit lang im Zustand der Aushöhlung verharrt (vgl. Schema 8), um dann sein normales Aussehen wieder zu bekommen.

So findet man bisweilen Kerne, die einen halbmondförmigen Ausschnitt ihrer Peripherie zeigen, den eigentlichen Tropfen dagegen, der den Inhalt der Vacuole ausmachte, nicht mehr erkennen lassen. Nur etwas stärkere Anhäufung der Chromatinsubstanz an den beiden Ecken des Ausschnittes giebt davon Zeugniss, dass von hier aus sich die kuppelförmige Decke über den her-

ausquellenden Vacuolentropfen ausspannte, die nunmehr geplatzt ist und sich retrahirt hat.

Sind die Kerne aussergewöhnlich platt, so kann eine Vacuole, besonders wenn sie nach beiden Seiten des Kerns durchbricht, sehr leicht eine lochförmige Perforation desselben erzeugen, sodass bei Wiederholung dieses Vorganges man auch wahre Loch- oder Ringformen an den Kernen der Fettzellen unschwer erkennen kann. Ob diese Löcher nur temporäre oder persistirende Gebilde sind, vermag ich aus den mir vorliegenden Objekten nicht mit Sicherheit zu entscheiden, doch neige ich mich eher der Ansicht zu, dass auch solche durchgehende Löcher sich nachträglich schliessen.

Jedenfalls müssen aber solche Loch- oder Ringkerne als sekundäre Bildungen aufgefasst werden, denen das Stadium der Vacuolisirung unter allen Umständen vorausgegangen ist.



Schema Nr. 7.
m = Zellmembra; *k* = Kern;
v = Vacuole.



Schema Nr 8.
Bezeichnungen wie nebenstehend.

Es ist nicht immer leicht, ein positives Kriterium für die Unterscheidung zwischen einem wahren Lochkern und einem nur vacuolisirten Kern, dessen Vacuole seinen ganzen Dickendurchmesser ausfüllt, zu finden. Am schwierigsten fällt diese Unterscheidung bei den Kernen bei der Betrachtung von oben, während bei der Profilansicht der Vacuoleneinschluss des Kerns durch seine deutliche Begrenzung nach beiden Seiten des Kerns hin ohne Weiteres als solcher erkannt werden kann[1]).

---

1) Der Beweis, den Unna (l. c. p. 605) für die ausnahmslos perforirte Natur seiner „Lochkerne“ bei den Fettzellen bringt, dass man namentlich durch die Löcher, die im Schnitt unterhalb des Kerns liegenden Gewebselemente sehen kann, scheint mir nicht ganz stichhaltig zu sein, da dünne Gewebslagen, geschweige denn homogene und transparente Vacuolen naturgemäss auch durchsichtig sein müssen.

Kindlicher Panniculus.

Als Seitenstück zu dem analysirten Fall diene nunmehr die Untersuchung eines gänzlich gesunden Panniculus von einem kräftigen an Diphtherie verstorbenen 3 jährigen Kinde.

Abgesehen von den Eigenthümlichkeiten, welche der Panniculus bei gut genährten Kindern überhaupt aufweist, — wie relative Armuth an Bindegewebe, reiche Vascularisation, stärkere Anhäufung von Protoplasma in den Zellen u. s. w. — boten die Präparate nichts aussergewöhnliches, am wenigsten aber etwas pathologisches dar, weswegen ich sofort zur Schilderung der Kerne übergehen will.

Da der intracelluläre Druck hier scheinbar nicht so mächtig war, wie im ersten Fall, so sind die Zellkerne im Grossen und Ganzen nicht so übermässig abgeplattet, wenn auch Scheibenformen dennoch vorherrschen. Die körnig-fädige Beschaffenheit der Kernsubstanz tritt besonders schön bei Sublimat- und Müllerhärtung hervor. Was die Feinheit der histologischen Details anlangt, so ist die letztere den zwei anderen — Alkohol- und Sublimat-Methoden — überlegen.

Bei solchen in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten Präparaten ist die Zeichnung des Kerngerüstes ausserordentlich scharf und zugleich durchsichtig. Da scheinen auch die Kernkörperchen besser individualisirt zu sein: erstens grenzen sie sich etwas schärfer von dem übrigen Chromatinfadenwerk ab, wenn sie auch mit ihm durch einzelne Ausläufer und Brücken beständig in Continuität bleiben; zweitens, nehmen sie, — sei es infolge ihrer dichteren Beschaffenheit, sei es infolge anderer Eigenartigkeit — eine von der übrigen Kernsubstanz etwas verschiedene — jedenfalls aber intensivere — Färbung an, indem sie einen satten violett-röthlichen Ton zeigen, während die Substanz in der Umgebung bläulich gefärbt ist. Doch vermag ich auch hier keine grundsätzliche Verschiedenheit von dem übrigen Chromatin des Kerns zu erkennen, weil ich neben diesen schärfer individualisirten Nucleolen auch kleinere Haufen Chromatinsubstanz im Kern antreffe, die, was die Färbbarkeit etc. anlangt, ungefähr in der Mitte zwischen jenen Nucleolen und den gewöhnlichen Chromatinkörnern (Chromosomen) stehen.

Dank der grossen Zartheit und Schärfe der Färbung, lässt sich hier die Entwickelung der Vacuolen ganz besonders schön verfolgen.

Zunächst muss hervorgehoben werden, dass die Anzahl der vacuolenführenden Zellen hier noch grösser ist, als in dem zuerst beschriebenen Fall, so dass man sagen kann, dass die überaus grösste Mehrzahl der Kerne vacuolenhaltig sind. Nirgends lässt sich die intranucleoläre Entwicklung der Bläschen mit Deutlichkeit erkennen, dagegen ist die juxta- oder paranucleoläre Entstehung derselben über allen Zweifel erhaben. Es muss besonders bemerkt werden, dass hier die Vacuole im ersten Stadium ihrer Entwickelung nicht als Sphäroid auftritt, sondern nur eine etwas unregelmässige Lücke im Chromatingerüst darstellt und erst im Laufe ihrer Entwickelung, nachdem sie an Grösse bedeutend zugenommen hat, ausgesprochen sphärische Gestalt bekommt. In allen ihren Wachsthumsphasen aber behält sie die ursprüngliche innige Beziehung zum Nucleolus auch später bei, indem sie ihn stets, wie einen Trabanten, an ihrer Seite, ihr dicht angeschlossen, führt. Die geometrisch bestimmbare, reguläre Lagerung innerhalb des Kernleibes, wie es beim Erwachsenen die Norm war, nehmen die Vacuolen hier seltener ein, wahrscheinlich weil der intracelluläre Druck und die consecutive Kernabplattung hier nicht so gross wie dort ist und der Tropfen daher eine grössere Beweglichkeit oder Verschiebbarkeit innerhalb des Kernes besitzt. Aus diesem Grunde vollzieht sich das Heraustreten einer Vacuole, die die obere Grenze ihres Wachsthums erreicht hat, aus dem Kerninnern in das Innere der Zelle nicht mehr auf der inneren Fläche der Kernscheibe, wie ich es im ersten Fall fast durchweg beobachtet hatte, sondern bisweilen auch nach der entgegengesetzten Seite, also nach der Zellmembran zu, wo, trotz der gehörigen Füllung des Zellleibes mit Fett, anscheinend noch genug Platz vorhanden ist, um die entweichende Vacuole aufzunehmen.

Dass der intracelluläre Druck hier nicht so gewaltig ist, wird übrigens auch durch eine andere Erscheinung bewiesen, — namentlich durch das überaus häufige Auftreten von mehreren gleich grossen Vacuolen in einem und demselben Kern. Zwei Nachbarvacuolen in einem Kern sind etwas sehr häufiges. Man sieht aber drei, vier, mitunter auch mehr schön abgerundete

Sphäroide einen Kern ausfüllen, so dass dieser ein seifenblasenartiges Aussehen bekommt. In solchen Fällen führt jede von diesen Blasen einen Chromatinklumpen am Rande.

Solche schaumartige Vacuolisirung der Kerne kann selbstredend nur bei nicht zu grosser Spannung im Kerninnern bestehen, da ja bei starkem extranucleären Druck und somit starker intranucleärer Spannung zwei getrennt auftretende Vacuolen schon im Beginn ihrer Entwickelung zu einer einzigen Blase verschmelzen müssten, was mit dem häufigen Befund der Vielblasigkeit in unserem Fall eben im Widerspruch steht. Dass aber einzelne Schwestervacuolen sich nach und nach zu einer grösseren Vacuole auch hier vereinigen können, sieht man aus manchen Präparaten, wo die trennende Chromatinbrücke zwischen zwei benachbarten Bläschen äusserst dünn ist oder wo dieselbe sogar schon durchbrochen ist, so dass zwei in Verschmelzen begriffene Vacuolen eine sanduhrförmige Figur zeigen.

Seniler Panniculus.

Bei der Betrachtung der Präparate von einem senilen, der Leiche eines 68 jährigen, verhältnissmässig noch gut genährten Mannes enstammenden Panniculus — ich berücksichtige hier vornehmlich die in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten — zeigte sich manche Erscheinung im subcutanen Fettgewebe, die z. Th. auf senile Involutionsvorgänge im Gewebe zurückgeführt werden musste.

Das interstitielle Bindegewebe war gelockert, rareficirt, zerfallend. Die Architectur der Fettläppchen war zum grossen Theile verwischt. Die Fettzellen selbst erschienen in sehr verschiedenem Füllungszustand: sehr viele namentlich schlaff, zusammengefallen; viele gänzlich atrophisch, haufenweise zwischen anderen lebenskräftigeren Zellen vertheilt. Diese atrophischen Fettzellen zeigen aber auch nur minimale Spuren von Protoplasma, das augenscheinlich schon beinahe vollständig verbraucht ist. Es sind meistens kleine rundliche Zellen mit zusammengeballtem, schlecht tingirbarem Kern, blassem Schatten von Protoplasma und einem nur unansehnlichen Fetttropfen. Infolge der Retraction eines Theiles der Fettzellen scheint das Unterhautbindegewebe stärker als normal vascularisirt zu sein, indem die Capillaren durch Schrumpfung vieler zwischen ihnen eingeschlossenen Fettzellen näher zu-

sammenrücken und den Eindruck erzeugen, als ob das Fettgewebe ungewöhnlich viel Gefässe führte.

Es findet sich nun bei den in Atrophie übergehenden oder vollends atrophischen Fettzellen kein einziger vacuolenhaltiger Kern. Aber auch bei noch nicht in Involution begriffenen Fettzellen scheinen tiefe Veränderungen in der Kernsubstanz stattgefunden zu haben, da sich dieselbe nur schlecht färbt und der Kern einer homogenen opaken Scholle von unbestimmter Farbe gleicht. In vereinzelten Kernen — jedenfalls aber in der Minderzahl — lassen sich noch Hohlspäroide entdecken. In den Kernen selbst lässt sich keine deutliche Structur mehr erkennen. Bei der homogenen Färbung kann weder von körnig-fädigem Bau des Kerns noch von deutlichen Nucleolen mehr die Rede sein.

Die Zahl dieser vacuolenführenden Zellen ist äusserst gering, so dass man sie förmlich suchen muss, während sie bei juvenilem Panniculus (s. oben) doch äusserst zahlreich waren.

Es muss noch besonders hervorgehoben werden, das von wirklichem Wachsthum dieser vereinzelten Vacuolen nichts zu bemerken ist. Man sieht sie namentlich nie aus dem Kern heraustreten; sie werden vielmehr wie ganz passive Gebilde in den degenerirten Kernen festgehalten.

Zu diesen unzweifelhaft senilen Veränderungen des Zellkernes gesellt sich auch seine irreguläre klumpige Gestalt, die nicht im Entferntesten an die regelmässige Scheibenform der normalen Kerne erinnert.

Foetaler Panniculus.

Bis jetzt beschäftigte ich mich mit dem Panniculus der infantilen, juvenilen und senilen Haut. Die Darstellung wäre aber unvollständig, wenn ich versäumt hätte, den embryonalen Panniculus einer näheren Betrachtung zu unterziehen. Ich bin in der Lage gewesen, das Unterhautfettgewebe eines Foetus von 6—7 Monaten mit denselben Methoden zu untersuchen und fand bei ihm Verhältnisse, die mit Bestimmtheit darauf hinweisen, dass im embryonalen Leben das Phänomen der Vacuolisirung der Kerne nur vereinzelt vorkommt.

Da sich nun bei dem von mir untersuchten Foetus keine

deutlichen Anzeichen von Atrophie des Panniculus bemerkbar machten, so muss ich annehmen, dass der embryonale Panniculus auch im normalen Zustande vacuolenhaltige Zellkerne nur in verschwindend geringer Zahl führt; denn in meinen Präparaten kamen einzelne vacuolenhaltige Kerne auf Hunderte von Kernen, die keine Spur von Aushöhlung erkennen liessen. Mit anderen Worten, die Vacuolisirung der Kerne scheint erst in der spätern Zeit des Foetallebens in die Erscheinung zu treten, und kann im foetalen Fettgewebe keine Rede davon sein, dass die Vacuole einen typischen Bestandtheil des Fettzellkernes darstelle.

Zum typischen histologischen Element der Fettzelle wird sie anscheinend erst im extrauterinen Leben, wo sie bei normalen Ernährungszuständen im infantilen und juvenilen Fettgewebe beinahe in allen Kernen ohne Ausnahme angetroffen werden kann, während sie im senilen Fett nach und nach verschwindet.

Atrophischer Panniculus.

Es wäre ermüdend und wenig zweckdienlich, auch die übrigen normalen Fälle im ganzen einer eingehenden Betrachtung hier zu unterziehen.

Viel wichtiger erscheint es mir, das Verhalten der Zellkerne bei atrophischen Zuständen des Organismus, die sich in erster Linie in Atrophie des Panniculus documentiren, festzustellen.

Nachdem die Untersuchung der senilen Haut, trotz ihres relativ guten Ernährungszustandes, uns gezeigt hat, dass mit dem Zurückgehen des Panniculus auch das Phänomen der Vacuolisirung zurückgeht, kann man schon a priori annehmen, dass in der Haut eines abgemagerten Individuums, was die Kernvacuolen anlangt, die Ausbeute nicht zu gross sein kann.

In der That hat die Untersuchung des marastischen oder atrophischen Fettgewebes, unabhängig vom Lebensalter, überall das gleiche Resultat ergeben:

Ich war in der Lage, den Panniculus von Neugeborenem ($1^1/_2$—2 Monate), das an klassischer Pädatrophie zu Grunde gegangen war, von einem Kind im Alter von $^3/_4$ Jahren, das Rhachitis und chronische Bronchitis mit consecutiver grosser Ab-

magerung hatte, von einer erwachsenen Person, die im erheblichen Abmagerungszustand an hämorrhagischer Pleuritis starb, und schliesslich von einem Greis von 73 Jahren, der an Phthisis pulmonum und Myocarditis in elendem Zustande zu Grunde ging, zu untersuchen. In allen vier Fällen war das Bild wesentlich dasselbe.

Dort, wo die Atrophie des Fettgewebes ihre höchste Stufe erreichte, war so gut wie gar nichts von der Vacuolisirung der Kerne zu bemerken. Die Kerne färbten sich dort sämmtlich schlecht. Die Zellmembranen waren zusammengefallen oder zu kleinen runden Gebilden geschrumpft. Leider waren unter meinen Präparaten keine, die ausgesprochene Wucherungserscheinungen der Fettzellen innerhalb des atrophirenden Fettes zeigten. Es wäre namentlich interessant, das Verhalten der mehrkernigen Zellen in Bezug auf Kernvacuolen zu erfahren. Doch kann aus dem schon Mitgetheilten mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, dass auch bei mehrkernigen atrophischen Fettzellen die Vacuolen fehlen müssen, indem aus den mitgetheilten Beobachtungen ja doch hervorgeht, dass der Schwund des Fettes und der Schwund der Kernvacuolen in directem Verhältniss zu einander stehen. Je vorgeschrittener die Atrophie, um so geringer die Zahl der vacuolenführenden Zellen. In denjenigen Abschnitten des Panniculus dagegen, wo die Atrophie noch nicht bis zum extremen Grade vorgeschritten war, liessen sich wohl vereinzelte ausgehöhlte Kerne wahrnehmen, was das Gesetz von der progressiven Abnahme des Phänomens im Laufe der Abmagerung des Individuums nur bestätigt.

Das Fett der inneren Organe.

Nachdem die Untersuchung des Panniculus in verschiedenen Ernährungszuständen und verschiedenen Altersstufen das einfache Gesetz ergeben hat, dass das Phänomen der Vacuolisirung im directen Verhältniss zur Entfaltung des Unterhautfettgewebes und im umgekehrten Verhältniss zu seinem Schwund steht, blieb es noch zur Feststellung des generellen Charakters des wahrgenommenen Phänomens übrig, das Fettgewebe der inneren Organe in dieser Richtung zu untersuchen. Es wurden verschiedene Arten solchen „Organfettes“ einer näheren Betrachtung unter-

worfen, wie das Peritoneal-, das Nierenfettgewebe u. s. w. Wie es zu erwarten war, fanden sich auch hier dieselben einfachen Verhältnisse. Dort, wo die Fettzellenträubchen im Zustande ausgezeichneter Füllung sich befanden, war die Mehrzahl der zu solchen Zellen gehörenden Kerne deutlich vacuolisirt, und fanden sich auch hier die verschiedenen Phasen der Vacuolenentwickelung vor, wie wir sie schon im Unterhautzellgewebe kennen gelernt haben. Dort dagegen, wo die Ernährung des Fettes darniederlag, und dasselbe vielmehr den Charakter eines atrophischen Fettgewebes darbot, erschienen die Vacuolen in den Kernen in verschwindender Minderzahl, um beim Zustande completer Atrophie völlig zu verschwinden.

Dadurch wurde der generelle und typische Character der Vacuolisirung der Kerne für das gesammte „Fettorgan", um mit Toldt zu reden, unzweifelhaft dargethan.

Ganz besonders schön trat das Phänomen in den Fettzellen des Knochenmarks zu Tage. Bekanntlich ist das Knochenmarksfett diejenige Fettspecies, die sich trotz der Abmagerung des Panniculus und des sonstigen Organfettes noch lange intact erhält und erst in letzter Linie der Zehrung und dem Schwund verfällt. Kein Wunder also, dass man hier Vacuolen beinahe in jedem Kern entdeckt.

Auf zwei Umstände möchte ich aber hier besonders aufmerksam machen. Erstens scheint der Oeltropfen, der die Zellenhöhle ausfüllt, hier keine besonders hohe Spannung zu besitzen, denn neben dem vom Oeltropfen ausgefüllten Raum findet man eine parietale Schicht sehr gut erhaltenen Protoplasmas, das hier eine ausgesprochen wabenartige Struktur zeigt, mit aussergewöhnlich weiten Maschen und schwammartigem, schön differenzirtem Gerüst. Die Anwesenheit dieses Protoplasmalagers beweist ja doch, dass der intracelluläre Druck mit dem hohen Druck in den Fettzellen des subcutanen Fettgewebes nicht verglichen werden kann. Ein zweiter Umstand, der besondere Beachtung verdient, und den ich nicht umhin kann, in Beziehung zu diesem schwachen Druck innerhalb der Zellen zu bringen, ist der, dass die Vacuolen hier durchweg viel kleiner sind, und auch klein den Kernleib verlassen, während wir es beim Unterhautfettgewebe gewohnt waren, die aus dem Kern herausschlüpfenden Vacuolen sehr gross, mitunter bis $^3/_4$ Kernvolumen einnehmend, anzutreffen. Ich begnüge

mich hier mit dem Hinweis auf dieses thatsächliche Verhältniss, dessen Erklärung sich von selbst aus dem von mir angenommenen Mechanismus der Vacuolenbildung (s. unten S. 469 ff.) ergiebt.

Das Fettgewebe vom Lebenden.

Da der grösste Theil meines Untersuchungsmaterials, welches in den vorhergehenden Capiteln besprochen ist, dem Panniculus von Leichen entnommen war, so musste ich mich wohl auf den Einwand gefasst machen, dass die von mir auch bei ganz frischen Leichen beobachteten Erscheinungen an den Kernen der Fettzellen doch postmortalen Charakters sein könnten.

Freilich hat auch das von mir beim Lebenden excidirte Lipom (s. oben: Ueber den Gang der Untersuchung) dieselben Eigenthümlichkeiten gezeigt, was entschieden gegen ihren postmortalen Charakter spricht. Da aber ein Lipom immerhin ein pathologisches Produkt ist, so war es mir, um den Einwänden der Kritik von vornherein zu begegnen, daran gelegen, gänzlich gesundes, frisches Material vom Lebenden zu untersuchen.

Zu diesem Zwecke verschaffte ich mir aus der Heidelberger chirurgischen Klinik[1]) ganz frisches Fett aus drei normalen Operationswunden. Dieses Fett wurde im lebend-warmen Zustande in die Flemming'sche Chromosmiumessigsäurelösung gebracht, wo es über 24 Stunden verweilte, um dann in üblicher Weise behandelt und schliesslich nach Einbettung in Paraffin in Schnitte zerlegt zu werden. Ich habe deswegen das Flemming'sche Gemisch gewählt, weil es, abgesehen von einem einzigen Fall, wo ich Leichenfett auch mit Chromosmiumessigsäure behandelte, um mich zu überzeugen, dass die Flüssigkeit der Vacuolen keine Fettsubstanzen enthält, von mir beinahe gar nicht angewandt worden war, und weil dieses Gemisch, nach der mir in gütigster Weise brieflich mitgetheilten Ansicht des Herrn Professor Flemming, ganz besonders dazu geeignet erschien, die Frage zu entscheiden, ob Vacuolen der Kerne bloss bestimmte,

1) Ich bin Herrn Geh.-Rath Prof. Dr. Czerny, sowie seinen Herren Assistenten für die freundliche Ueberlassung dieses Theils meines Materials zu grossem Dank verpflichtet.

durch Reagentien, wie Sublimat, Alkohol und Müller'sche Flüssigkeit, erzeugte Artefacte oder wirklich vitale Bildungen seien. Schon um diese Bedenken seitens eines so gewiegten Kenners der Zelle, wie Herr Professor Flemming, zu beseitigen, hielt ich es für angebracht, das frische Material gerade in der von ihm angegebenen Flüssigkeit zu fixiren.

In allen untersuchten Stücken fanden sich nun ganz analoge sphärische Einschlüsse, wie ich sie zu unzähligen Malen am Leichenmaterial, gleichviel ob bei Sublimat-, Alkohohl-, Chromosmiumessig- oder Müllerhärtung, gesehen hatte. Die Zelle selbst war von einem geschwärzten Fetttropfen ausgefüllt[1]), der an der Peripherie meist wie ausgenagt, mitunter korbartig durchbrochen oder spongiös aussah. Besonders deutlich sah man diese Durchsetzung des geschwärzten Fetttropfens mit hellen rundlichen Löchern an solchen Zellen, die tangential angeschnitten waren, und zwar auf den dünnen peripheren Segmenten der Zelle. Dort sah die von Osmium gefärbte Fettsubstanz der Zelle ganz schwammartig aus. Wegen der gänzlichen Undurchsichtigkeit der geschwärzten Fettmassen konnte man naturgemäss weit nicht an allen Zellen die Kerne zu Gesicht bekommen. Dort aber, wo die Kerne, von dem Fetttropfen der Zelle an der Zellmembran plattgedrückt, deutlich genug zum Vorschein kamen, waren sie fast alle vacuolisirt. Da man vermöge der Undurchsichtigkeit des Fettes die auf oder unter dem Fetttropfen flach aufliegenden Kerne in Flächenprojection nicht zu sehen vermochte, so bekam man meist nur Profil- oder Seitenansichten von vacuolisirten Kernen zu Gesicht, indem ganz schmale, an den Ecken abgerundete, sichel- und spindelförmige Kerngestalten in dem engen peripheren Raum der Zelle, zwischen dem Fetttropfen und der Zellmembran, zum Vorschein kamen. Im Centrum dieser in Seitenansicht gesehenen Kerne konnte man schöne, den ganzen Dickendurchmesser der abgeplatteten Kernscheiben einnehmende, mitunter auch die Kerncontouren überragende, also herausschlüpfende Vacuolen mit einer Deutlichkeit beobachten, die nichts zu wünschen übrig liess.

Somit war ein Beweis für den vitalen Charakter des Phänomens der Kernvacuolisirung geliefert und mussten die Zweifel und

1) Bekanntlich dringt die Osmiumsäure nicht sehr tief ins Gewebe hinein, so dass man vornehmlich Randpartien beachten muss.

Bedenken, die sich an die Vorstellung von der künstlichen Erzeugung von Vacuolen durch Reagentien knüpften, von selbst fallen.

Der Umstand wiederum, dass der Inhalt der Vacuolen von Osmium in keiner Weise beeinflusst wurde, lieferte mir den unwiderleglichen Beweis dafür, dass die Vacuolen unmöglich irgend welche fettigen Substanzen enthalten konnten, dass sie mit anderen Worten in keiner directen Beziehung zur Fettbildung in der Zelle standen.

Ueber das Fettgewebe der Amphibien[1]).

Angeregt durch die Mittheilungen des Herrn Prof. Flemming, die ich aus der Nachschrift zur Unna'schen Notiz über „die Lochkerne" (vergl. das Vorwort zu dieser Arbeit), entnommen hatte, wandte ich mich auch zum Studium der Kerne der Amphibienfettzellen. Da für die Untersuchung des „Fettkörpers" der Frösche die Saison nicht mehr günstig war, weil nach der Laichperiode sich der Fettkörper als atrophisch und geschrumpft erwies, blieb ich zunächst bei Salamandern stehen.

Hier habe ich die Fettzellen im frischen, wie auch im fixirten Zustande untersucht. In beiden Fällen war aber das Ergebniss dasselbe.

Für das freundliche Entgegenkommen, das ich bei dieser Untersuchung seitens des Herrn Hofrath Prof. Bütschli und seines Assistenten, Herrn Privatdocenten Dr. Schuberg, gefunden habe, bin ich den beiden Herrn zu grossem Danke verpflichtet. Herr Dr. Schuberg namentlich hat mir aus seiner Präparatensammlung manche Schnittserien durch ausgewachsene Salamander zur Verfügung gestellt, die er bis dahin noch nie auf das Fettgewebe besonders untersucht hatte. Diese schön mit Boraxcarmin gefärbten Schnitte aus der Gegend der Cloake, wo bekanntlich sich bei Salamandern das grösste Depot von

1) Dieser kleine Abschnitt bildet einen Nachtrag, den ich schon nach Abschluss der Arbeit geliefert habe und der nur den Zweck einer vorläufigen Mittheilung erfüllen soll, in welcher ich die von mir auch bei anderen Wirbelthieren gefundenen, den Kernvacuolen des menschlichen Fettgewebes ganz analogen Erscheinungen fixiren wollte. Ich hoffe, dass es mir möglich sein wird, die hier begonnenen vergleichend-histologischen Studien auch auf andere Thiere auszudehnen.

subcutanem Fettgewebe vorfindet, zeigten mir wirklich — um mit Flemming zu reden — in Fractur dasjenige, was beim Menschen nur in sehr kleinen Grössenverhältnissen gesehen werden kann. Da die Kerne der Amphibien- und speciell der Salamanderfettzellen ungemein gross sind, so springen die Vacuolen der Kerne ohne weiteres in die Augen.

Ich will noch besonders hervorheben, dass die betr. Objekte s. Z. ganz frisch, so wie sie den Thieren entnommen waren, im Sublimat, also in einem der besten Kernfixirungsmittel, fixirt wurden, und dass die Färbung in Stücken vorgenommen wurde.

Ich habe auf der Tafel XXII Fig. 10 verschiedene vacuolisirte Kernformen abgebildet[1]). *a* zeigt einen platten Kern — sehr platt sind sie alle ohne Ausnahme — in der Flächenprojection mit deutlicher Napfbildung in der Mitte, welche auf die austretende Vacuole hindeutet; *b* zeigt eine convex-concave abgeplattete Kernscheibe in der Seitenansicht, wobei man die prachtvolle sphärisch-runde Vacuole auf der convexen Seite mit einer Deutlichkeit während ihres Austritts aus dem Kern beobachten kann, die nichts mehr zu wünschen übrig lässt; ebenso schön tritt uns eine solche herausschlüpfende Vacuole im Kern *c* entgegen, wo sie auf der concaven Seite der Kernscheibe gelegen ist; *d* zeigt uns dagegen einen Flachschnitt durch einen Kern, der ungefähr im Niveau der austretenden Vacuole durch den letzteren geführt ist, so dass die mittlere Partie des Kernschnittes, welche der Vacuole entspricht, naturgemäss gelocht erscheint. Weil dort, wo die Vacuole war, keine Kernsubstanz mehr ist, kann die Form des angeschnittenen Kerns keine andere als die eines „Lochkerns" sein. Daraus braucht aber gar nicht gefolgert zu werden, dass der Kern wirklich auch Lochkern oder Ringkern war. Die Mehrzahl der im subcutanen Fettgewebe der Salamander vorkommenden Kerne zeigt nämlich die Formen *a*, *b* und *c*. Findet man bisweilen eine durchlochte Scheibe, so ist die Erklärung dafür nicht allzuschwer zu finden, zumal solche Scheiben schon durch weniger dichte Anordnung des Kerngerüstes und durch die hellere Färbung darauf hindeuten,

1) Auch im Salamanderfett findet man am Rande der Vacuolen mit grosser Regelmässigkeit die stärkeren Anhäufungen der Chromatinsubstanz, welche als Nucleolen imponiren.

dass sie nur angeschnittene Kerne sein können. Stellt man sich vor, dass durch den in seitlicher Ansicht abgebildeten Kern *c* eine Schnittebene *s s'* gelegt wird, so kann man bei Flächenprojection den unteren Theil des Kernes *c* nur als Lochkern, — also in der Art des Kernes *d* — sehen. Aus dieser einfachen Betrachtung ergiebt sich, meine ich, ungezwungen ein Schlüssel für das Verständniss von Formen, wie der Kern *c*, welche Unna dazu verleitet haben, von Lochkernen im subcutanen Fettgewebe zu reden.

Dennoch wird man nicht in Abrede stellen können, dass einzelne Kerne unter Umständen auch wirklich zu Lochkernen werden, wie ich es schon bei der Besprechung der Vacuolen im Fettgewebe des Menschen des Näheren ausgeführt hatte. Wenn der Kern ganz ausserordentlich platt ist, kann eine Kernvacuole, die vielleicht nach beiden Seiten durchbricht, wie Flemming[1]) es schildert, ein Loch im Kern erzeugen. Ob sich dieses Loch auch noch nachträglich schliesst — wie ich annehme — lässt sich natürlich nicht beweisen. Thatsache ist nur, dass man bisweilen, wenn auch selten, solche auf dem Wege der Vacuolisirung entstandene „Lochkerne" sieht. Dass aber die grösste Mehrzahl derjenigen Kern, die Unna als „Lochkerne" beschreibt, der Categorie der angeschnittenen Kerne, in der Art des Kerns *c* auf Fig. 10, und nicht der wahren Lochkerne gehört, unterliegt für mich keinem Zweifel[2]).

Die Seitenansichten der Kerne, die übrigens allein überzeugend sind, geben beim Salamander genügende Belehrung über die thatsächlichen Verhältnisse. Sie decken insofern den wahren Sachverhalt auf, als sie die irrige Vorstellung von der vorwiegend ringförmigen Natur der Zellkerne auf ihr richtiges Maass zurückführen und die Loch- oder Ringkerne in den Fettzellen als etwas sehr secundäres und zufälliges, keineswegs aber als etwas typisches erkennen lassen.

1) Vgl. Nachschrift zu Unna's Notiz. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. 1895 Juni.

2) Der Umstand, dass man durch die lochförmigen Lücken im Kern, wie Unna hervorhebt, bis auf die darunter liegenden Gewebselemente durchsehen kann, beweist noch nicht, dass diese Lücken wahre Kernlöcher sein müssen. Ebensogut können es auch angeschnittene Kerne sein, die im Schnitt an Stelle ihres Vacuolennapfes ein Loch zeigen.

In der Fig. 10 *c* sieht man noch eine seitliche Einkerbung des Kerns, die unzweifelhaft von einer zweiten, aus dem Kern eben herausgeschlüpften Vacuole herrührt.

Die von mir am frischen, so zu sagen noch lebenden Material vorgenommenen Controluntersuchungen bestätigten alle am gehärteten Object beobachteten Verhältnisse in schönster Weise. Ich nahm dazu gut genährte Salamander, bei welchen ich nach vollendeter Decapitation die Cloake mitsammt der nächsten Umgebung herausschnitt und in physiologische Kochsalzlösung einlegte. Die unmittelbar darauf entnommenen Partikelchen des subcutanen Fettgewebes wurden in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung auf dem Objectträger ausgebreitet, zerzupft und sofort untersucht. Da ungefärbte Präparate die Kerne kaum erkennen liessen, nahm ich entsprechende Färbungen (mit sehr verdünntem polychromem Methylenblau z. B.) direct unter dem Deckglas vor und erhielt auf diese Weise ganz ausgezeichnete Bilder.

Man konnte hier Vacuolen in verschiedensten Stadien sehen: als ganz kleine noch innerhalb der Kernsubstanz belegene Bläschen, als grössere am Rande des Kerns befindliche Vacuolen und schliesslich als Blasen, die im Begriff sind, den Kern zu verlassen. Meist waren zwei oder drei Vacuolen in einem Kern zu sehen.

Durch diesen am lebenden, nicht fixirten Gewebe gewonnenen Einblick in die Structur des Kerns ist, sollte man meinen, jeder Zweifel am vitalen Charakter des Phänomens der Vacuolisirung beseitigt.

Die Zellkerne der Lipome.

Nachdem die Verhältnisse des normalen Fettgewebes durchgesprochen worden sind, erhält die Frage nach den in pathologischen Anhäufungen von Fettzellen, also in Lipomen, herrschenden Verhältnissen ein ganz besonderes Interesse für die Beurtheilung des Vacuolenphänomens. Oben ist erwähnt worden, dass gerade am frisch exstirpirten Lipom der menschlichen Haut, das in Alcohol gehärtet war, ich die ersten einschlägigen Beobachtungen gemacht habe. Daraus folgt also, dass auch das pathologisch an gestaute Fettgewebe dieselben Eigenthümlichkeiten aufweist, wie die ganz normal sich entwickelnden Fettzellen des Panniculus

adiposus oder der inneren Organe. Allerdings sind hier gewisse Differenzen vorhanden, auf die ich besonders aufmerksam machen möchte.

Ich hatte Gelegenheit, im ganzen drei subcutane Lipome zu untersuchen, von denen zwei gross waren, während das dritte, von welchem die vorliegenden Untersuchungen überhaupt ausgegangen waren, sehr klein und, wie es schien, in der frühesten Periode seiner Entwickelung begriffen war.

Entsprechend dem Alter dieser Tumoren waren auch die Erscheinungen an den Zellkernen verschieden ausgesprochen. Während nämlich das kleine, in activer Proliferationsperiode befindliche Lipom, das von zellreichen Bindegewebssträngen durchzogen war, um die herum man die neu entstehenden Bindegewebs- und Fettzellen in verschiedensten Stadien des Wachsthums beobachten konnte — nur an gewissen Stellen, und namentlich dort, wo die Fettzellenimpletion gehörig weit vorgeschritten war, vacuolisirte Kerne zeigte, war die Hauptmasse der zwei übrigen Lipome, die sich anscheinend zur Zeit schon im rein passiven Zustand einer „Fettstauungsgeschwulst“ befanden, von vacuolisirten Kernen förmlich gespickt. Diese auffallende Verschiedenheit erinnert lebhaft an den Unterschied, der zwischen dem foetalen und dem infantilen Panniculus (s. oben) besteht. Wie dort, so auch hier, scheint die Vacuolisirung der Kerne erst dann ihren Gipfelpunkt zu erreichen, wenn die Fettzellen ihren „embryonalen“ Charakter schon verloren haben, und der Füllungszustand der reifen ruhenden Zellen ein vollkommener geworden ist. Wie dort, so auch hier, scheint aber daraus hervorzugehen, dass diesen Vacuolen jede directe Beziehung zu der formativen Thätigkeit der Zellkerne abgeht. Vielmehr liegt es auf der Hand, dass ein rein nutritiver Vorgang hier vorliegen muss, der in directem Zusammenhang mit der Impletion der Fettzelle steht.

Mit Heidenhain'scher Hämatoxylin-Eisenlackmethode habe ich beim ruhenden, ausgewachsenen Lipom merkwürdig schöne Bilder von vacuolisirten Kernen erhalten, aus denen mit Deutlichkeit hervorging, dass es wahre Vacuolen sind, die man bei der Flächenprojection von oben als Löcher, bei der Seitenprojection dagegen als scharf begrenzte, mit einem Theil ihrer Circumferenz die Kerncontouren übersteigenden Bläschen sieht. Einige ringförmige Kerne, die man unter den vacuoli-

sirten Kernen bisweilen antrifft, sind dementsprechend als platte Kerne zu deuten, bei welchen die soeben herausgeschlüpfte Vacuole einen Napf oder ein Loch erzeugt hat.

Sind die vacuolisirten Kerne Artefacte?

Diese Frage hat für die Beurtheilung aller Befunde, die in der vorliegenden Arbeit mitgetheilt sind, die allergrösste Bedeutung. Sind die in den Kernen von Fettzellen beobachteten Bildungen nichts weiter als Kunstprodukte, so dürfen sie keinen Anspruch auf besondere Beachtung erheben: sie verdienen dann höchstens nur als Curiosum registrirt zu werden. Am allerwenigsten dürfte man dann irgendwelche weitgehenden Schlussfolgerungen an diese Befunde knüpfen.

Wie ganz anders gestaltet sich die Sache, wenn der Nachweis geliefert werden kann, dass die eigenthümlichen, von mir beschriebenen Erscheinungen an den Kernen der Fettzellen in der That Lebensäusserungen derselben sind, und dass weder von Leichenphänomen noch von Artefact füglich die Rede sein kann! Ist die Vitalität der fraglichen Erscheinungen erwiesen, so müssen die letzteren doch unvermeidlich zu Reflexionen und Schlussfolgerungen anregen, die nicht ohne Einfluss auf unsere Vorstellungen von Wechselbeziehungen zwischen Kern und Zelle bleiben können.

Aus diesem Grunde erscheint es wohl sehr begreiflich, dass ich an dieser Stelle noch einmal die sämmtlichen Beweisgründe für die vitale Natur der Kernvacuolen, die sich an verschiedenen Stellen dieser Arbeit zerstreut finden, in gedrängter Form zusammenfasse, um auf diese Weise auch der schärfsten Kritik von vornherein zu begegnen.

Beginnen wir mit theoretischen Erwägungen, so müssen wir doch geltend machen, dass nur selten künstliche, durch bestimmte Methoden hervorgerufene Veränderungen an Zellkernen eine so regelmässige, geometrisch scharf definirbare, bei den verschiedensten Bedingungen gänzlich gleichartige Gestalt aufweisen, wie die sphärisch-elliptischen Vacuolen, die wir an den Fettzellkernen kennen gelernt haben. Denkt man an Artefacte, so muss man sich in diesem Fall selbstverständlich nur Schrumpfungsprodukte vorstellen, die schliesslich zu vacuolisirten Kernen werden. Jeder

kennt wohl die verschiedensten Schrumpfformen der Zellkerne, die man bei schlechter Behandlung der Gewebe erhalten kann. In keinem einzigen Falle sind aber evidente Schrumpfungserscheinungen von so regelmässiger und prägnanter Form, wie unsere Vacuolen es sind, je beobachtet worden. Wenn Reinke[1]) auch an normalen Endothelien und Leukocyten der Ratte künstliche „Loch- oder Ringkerne" erzeugen konnte, so waren es jedenfalls präexistirende Bestandtheile des Kerns, die Reinke selbst als „Sphären" erkannte, und die sich mit pikrinsaurem Kali leuchtend gelb färbten. An diese schlossen sich diese künstlich erzeugten Kernlöcher an. In unserem Fall handelt es sich jedenfalls nicht um irgendwelche präexistenten geformten Gebilde des Kernes, sondern um deutliche Flüssigkeitsansammlungen die scheinbar spontan, ohne Beziehung zu Attractionssphären, innerhalb des Kerns entstehen. Auch bleiben unsere Vacuolen bei jeder Behandlung und Färbung völlig frei von irgendwelchen Strukturen, was sie auch als von präexistenten geformten Kernbestandtheilen unabhängige Gebilde genügend charakterisirt.

Eine zweite theoretische Erwägung, die gegen den artificiellen Ursprung dieser Vacuolen spricht, knüpft sich an ihr ausschliessliches Vorkommen in den Kernen der Fettzellen. Wären es nur Artefacte, so wäre nicht einzusehen, warum gerade nur die Fettzellen die Vorliebe für dieses Artefact zeigen sollten, während alle übrigen Gewebszellen diese Veränderung nicht erkennen lassen, wie ich, in Uebereinstimmung mit Meves, der

---

1) F. Reinke, Untersuchungen über das Verhältniss der von Arnold beschriebenen Kernformen zur Mitose und Amitose. Inaug. Diss. Kiel 1891, S. 12. Reinke verfuhr so, dass er die Thiere zu Tode chloroformirte und das Mesenterium mit der Luft in Berührung brachte oder Kochsalzlösung von differenter Temperatur in die Bauchhöhle spritzte. Es zeigten sich bei diesen gewaltsamen Eingriffen nach einigen Stunden unter den Endothelien und den ausgewanderten Leucocythen zahlreiche Ringkerne, die theilweise sich in zwei oder mehr Hälften zerlegten und wohl schliesslich fragmentirte Kerne lieferten. Nach Methylenblaufärbung und Fixirung in starker Lösung von pikrinsaurem Kali, färbt sich an der einen Seite, im Loch selbst liegend, ein kleiner oder grösserer runder Körper leuchtend gelb, den Reinke der Lage nach für die veränderte Sphäre hält, durch deren künstlich hervorgerufene Veränderung vielleicht die Lochform des Kerns erzeugt wird.

sie bei Urodelen auch nur im Fettgewebe gefunden hat[1], feststellen konnte. Hält man an der Annahme fest, dass die Vacuolen künstlich erzeugt seien, so wird man unwillkürlich auch zu der zweiten Annahme gedrängt, dass gerade die Kerne der Fettzellen eine „specifische Disposition" zur Bildung von derartigen Artefacten besitzen. Mir kann aber eine solche gezwungene und im Grunde nichtssagende Erklärung des Phänomens nicht besonders zusagen. Es könnte, meines Erachtens, eine derartige Erklärung nur als ein Versuch angesehen werden um jeden Preis aus der Verlegenheit herauszukommen, in die man gerathen ist, nachdem man mit überlegener Skepsis das Phänomen von vorneherein zum Artefact gestempelt hat.

Stünden mir aber nur diese zwei Argumente gegen die arteficielle Natur der Kernvacuolen zu Gebote, so könnten sie — dies gestehe ich gern — im ungleichen Kampfe mit der Skepsis unterliegen. Zum Glücke aber bin ich in der Lage, auf eine Reihe von anderen Momenten hinweisen zu können, welche, wie es mir scheint, mit aller Entschiedenheit gegen eine solche arteficielle Entstehung der Vacuolen sprechen.

Wie können denn Bildungen, die bei verschiedenen Combinationen des Materials, der Bedingungen, der Behandlungs-, Färbungs- und Untersuchungsmethoden immer ähnliche Bilder ergeben, zu Artefacten gezählt werden? Wenn ich bei einem lebend-warmen Lipom, das ich soeben exstirpirt habe, und das in Alkohol gehärtet wurde, ganz analoge Bilder wie bei einem erst einige Stunden nach der Operation gehärteten finde; wenn ich bei dem Leichenfett nach Behandlung mit Alkohol, Sublimat, Müller'scher Flüssigkeit, Flemming'schem Chromosmiumessigsäuregemisch dieselben Bilder erhalte wie bei lebendwarmem Fett, das aus der Operationswunde direkt in Chromosmiumessigsäure gekommen ist; wenn ich beim frischen Salamanderfett, das in Sublimat fixirt ist und in Schnitte zerlegt ist, ganz gleichartige Bilder antreffe wie bei dem so zu sagen noch lebenden Fett eines decapitirten Salamanders, welches ich direkt unter dem Mikroskop in 0,7% Kochsalzlösung untersuche, — dann muss ich doch sagen, dass ich die ganze Reihe mir überhaupt zu Ge-

1) Vergl. „Nachschrift" zu Unna's Aufsatz, Monatsschr. f. pr. Dermat. 1895. H. XI, S. 607.

bote stehender Beweismittel erschöpft habe. Wen diese Beweise nicht zu überzeugen vermögen, der wird überhaupt kaum noch je überzeugt werden können.

Und — zum Schluss — spricht denn die von mir gefundene einfache Gesetzmässigkeit, die sich im Parallelismus zwischen dem Ernährungszustand und dem Vacuolenphänomen im Fettgewebe des Menschen kundgiebt, nicht mit aller Entschiedenheit dafür, dass wir in den Vacuolen weder Leichenerscheinungen noch Kunstprodukte, sondern wahre Lebenserscheinungen der Fettzellkerne vor uns haben? Dort, wo der Zufall aufhört und die Gesetzmässigkeit beginnt, kann doch wahrlich nicht mehr von Artefacten die Rede sein.

Ueber die Beziehung der vacuolisirten Kerne zu den gelochten und ringförmigen Kernen der Autoren.

Bekanntlich gebührt J. Arnold das Verdienst, zuerst auf diejenigen amitotischen Kerntheilungsvorgänge aufmerksam gemacht zu haben, die er unter dem Begriff der „indirekten Fragmentirung" zusammengefasst hat[1]). Nach ihm haben Bellonci[2]). Flemming[3]), Hatschek[4]), Reinke[5]), Göppert[6]) u. A,

1) J. Arnold, Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarks. V. Arch. B. 93. 1883. — Ueber Kern- und Zelltheilung bei akuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz. V. A. B. 95. — Weitere Beobachtungen über die Theilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen und weissen Blutkörpern. V. A. B. 97. — Ueber Kerntheilung und vielkernige Zellen. V. A. B. 98. — Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. A. f. mikr. Anat. B. 30. — Weitere Mittheilungen über Kern- und Zelltheilungen in der Milz. A. f. mikr. Anat. Bd. 31. — Altes und neues über Wanderzellen. V. A. B. 132. 1893. p. 502.

2) G. Bellonci, Sui nuclei polimorfi delle cellule sessuali degli anfibi. Bologna 1886.

3) W. Flemming, Amitotische Kerntheilung im Blasenepithel des Salamanders. A. f. mikr. Anat. B. 34. 1889. — Ueber Theilung und Kernformen bei Leucocyten und über deren Attractionssphären.

4) Hatschek, Verhandl. der Anatom. Gesellsch. III Versamml. Berlin 1889. (Epithel der Amphioxuslarve.)

5) F. Reinke, Untersuchungen über das Verhältniss der von Arnold beschriebenen Kernformen zur Mitose und Amitose. Inaug.-Diss. Kiel 1891.

6) E. Göppert, Kerntheilung durch indirecte Fragmentirung

ähnliche Kernfiguren beschrieben, die z. Th. mit indirekter Fragmentirung zusammenhängen mussten. Das auffallende Kennzeichen aller dieser Figuren war die Vermehrung und die ringförmige, radiäre Anordnung des Chromatins, die schliesslich in mehrfache Zerschnürung oder Fragmentirung des Kernleibs ausging. Bellonci beschrieb sie auch im Anschluss an Mitose, und Meves[1]) war es gelungen, bei den Spermatogonien des Salamanders den Nachweis zu liefern, dass die ringförmige Gestalt der Tochterkerne einer Geschlechtszelle, welche eine mitotische Theilung durchgemacht hat, darauf beruhe, dass bei der Reconstruktion der Attractionssphären die Fäden der Centralspindel im Dispiremstadium polwärts durch die Tochterkerne hindurch wandern und sie dadurch, zur Zeit ihrer Membranbildung, dazu zwingen, eine durchlöcherte Form anzunehmen. In einer früheren Mittheilung hat Meves[2]) übrigens auch Ringformen der Sphäre beschrieben, die er bei Ringkernen in den Spermatogonien des Salamanders gesehen hatte, und die zu einer an die Ringkerne sich anschliessenden Amitose in Beziehung standen.

In diesem Fall folgte also die Zerschnürung oder die Fragmentirung der Kerne der ringförmigen Anordnung des Chromatins auf dem Fusse.

Schliesslich hat auch Poljakoff[3]) Ringformen bei der Theilung der Kerne von gewissen fettbildenden Kugelzellen, die er im lockeren Bindegewebe der weissen Ratte gefunden hat, sowie von platten Bindegewebszellen beschrieben. Seine Befunde beziehen sich ausschliesslich auf Kerntheilungszustände von noch indifferenten, nicht mit Fett angefüllten zelligen Elementen, während nach der Fettimpletion diese Bilder, die übrigens keine auch nur entfernte Aehnlichkeit mit unseren Vacuolen haben, nicht mehr vorkommen.

---

in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinenleber. A. f. mikr. An. B. 37. 1891.

1) F. Meves, Ueber eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne und die bei ihnen zu beobachtenden Gestalten und Lagen der Attractionssphäre. Inaug. Diss. Kiel 1893.

2) F. Meves, Ueber amitotische Kerntheilung in den Spermatogonien des Salamanders. Anatom. Anzeiger, VI. Jahrg. 1891. Nr. 22.

3) P. Poljakoff, Ueber eine neue Art von fettbildenden Organen im lockern Bindegewebe. Dieses Arch. B. XXXII. 1888. S. 123.

Der Leser wird mir darin beipflichten, dass kein einziges von den oben hervorgehobenen Momenten in den Kernen der reifen Fettzellen in die Erscheinung tritt. Weder kann man irgendwelche mitotische Anordnung des Chromatins in solchen Kernen entdecken, noch zeigen sich in ihnen irgendwelche Anzeichen einer sich vorbereitenden, oder sich vollziehenden oder schliesslich schon vollzogenen Kernzerschnürung oder Fragmentirung. Auch sind die mikroskopischen Bilder der vacuolisirten Kerne der Fettzellen, sogar in der Flächenprojection, d. h. von oben betrachtet, wo sie noch am meisten an wahre Ringkerne erinnern oder es mitunter auch wirklich sind, so unendlich von den Formen verschieden, die von Göppert, Meves, Arnold u. A. beschrieben und abgebildet sind, dass man nicht ernstlich behaupten kann, sie verdankten ihre Entstehung denjenigen Vorgängen, welche die Autoren, mit Ausnahme von Hatschek[1]) vielleicht, der ringförmigen Anordnung des Chromatins zu Grunde legen. Noch schärfer tritt dieser prägnante Unterschied in der Profil- oder Seitenansicht unserer Zellkerne, sowie bei angeschnittenen Kernen auf.

Und wie sollten schliesslich die Kerne der in voller Impletion mit Fett begriffenen Zellen dazu kommen, Zustände einzugehen, die in direkter Beziehung zur Kerntheilung — sei es durch Mitose oder durch Fragmentirung — stehen? Schon aus rein theoretischen Erwägungen fällt die Annahme schwer, dass Kerne von so stark mit Fett belasteten Zellen, die aus einem proliferativen Zustand längst herausgetreten sind, um sich den Aufgaben des passiveren Nutritionslebens zu widmen, noch immer — und zwar in erdrückender Mehrzahl — dem Geschäfte der Theilung vorstehen sollten, zumal eine solche Annahme auch nicht durch einen einzigen sachlichen Beweis gestützt werden kann.

Aus diesen sachlichen und theoretischen Gründen muss die Vorstellung von der möglichen Entstehung unserer Kernformen auf dem Wege der mit der Theilung zusammenhängenden Vorgänge vollständig aufgegeben werden.

Andererseits soll aber damit durchaus nicht gemeint sein, als ob durch die Entdeckung der vacuolisirten Natur der ringförmig

---

1) l. c. Hatschek führt die in einer gewissen Entwickelungsstufe bei Amphioxuslarve vorkommennen Ringformen der Epithelkerne auf die Abplattung der hohen Epithelzellen während des Wachsthums zurück.

aussehenden Fettzellkerne irgend etwas an den sicheren Befunden der Autoren, die auf die Kerntheilungen Bezug nehmen, geändert werden könnte. Es liegt mir fern, den Vorgang der Vacuolisirung verallgemeinern zu wollen und ihn für die Erklärung anderer analoger Kernformen irgendwie zu verwerthen. Ich habe vielmehr das Vacuolenphänomen als die specifische Eigenthümlichkeit der Fettzellkerne aufgefasst und es dementsprechend auch begründet (vergl. den letzten Abschnitt dieser Arbeit), so dass ich z. B. die Versuche einiger Autoren, wie Denys[1]), die darauf gerichtet sind, Arnold's sichere Beobachtungen zu verdächtigen, weil Denys statt ringförmiger Kerne Vacuolisirung des Nucleolus gesehen haben will, nach wie vor als steril und verfehlt betrachte.

Nur nebenbei will ich die Frage nach einer möglichen Beziehung unserer Vacuolen zu den in letzter Zeit die Anatomen und Histologen viel beschäftigenden Centralkörpern oder Centrosomen streifen. Für den Leser dieser Arbeit wird die Frage unschwer zu beantworten sein, und zwar in dem Sinne, dass nicht die entfernteste Aehnlichkeit oder Beziehung zwischen den beiden grundverschiedenen Erscheinungen bestehen kann. Es würde mich nur unnöthig weit führen, diese aus dem Inhalt dieser Arbeit sich von selbst ergebende Verschiedenheit des Näheren auszuführen.

Ueber die chemische und physiologische Natur der Kernvacuolen und den Mechanismus ihrer Entstehung.

Nachdem wir uns nunmehr überzeugt haben, dass das Phänomen der Vacuolisirung der Kerne allen normalen, reifen, gutentfalteten Fettzellen des Menschen, gleichgültig, welcher Provenienz, eigen ist, können wir uns die Frage vorlegen, was nun eigentlich diese sphärischen, augenscheinlich mit Flüssigkeit erfüllten Gebilde sind, welche Rolle sie im Leben des Kerns und der Zelle spielen und welchem Mechanismus sie ihre Entstehung verdanken. Indem wir aber das thun, verlassen wir den Boden

1) Denys, Quelques remarques à propos du dernier travail d'Arnold sur la fragmentation indirecte. La Cellule T. V. (citirt nach Göppert).

der nackten Thatsachen, um den Weg der Hypothesen zu betreten. Andrerseits können wir eine anscheinend so wichtige und eigenartige Erscheinung wie die Vacuolenbildung in den Kernen der Fettzellen nicht gut ohne jeglichen Deutungs- oder Erklärungsversuch lassen, zumal die Zusammenstellung aller bei der Untersuchung gewonnenen Resultate uns eine ganz gute Handhabe für das Verständniss dieses Phänomens bereitet.

Bei einem Gewebe wie das Fett könnte man natürlich in erster Linie daran denken, dass die Vacuole irgendwelche Fettsubstanzen enthalte, und somit in einer bestimmten Beziehung zur Fettbildung im Innern des Zellleibs stehe. Da ja aber solche Präparate, die eine Alkohol- oder Aetherbehandlung durchgemacht haben, keinen Aufschluss über diese Frage geben können, weil in solchen Präparaten die Vacuolen infolge der Extraction ihres etwaigen Fettinhaltes ein gänzlich transparentes, also indifferentes Aussehen bekommen, so habe ich, um mir hier Klarheit zu verschaffen, das ganz frische Fettgewebe der Behandlung mit Chromosmiumessigsäure unterworfen und sehr feine Paraffinschnitte von so behandeltem Fettgewebe gefertigt. Allerdings waren die durch Osmium geschwärzten Fetttropfen im Innern der Zellen für die klare Unterscheidung der platten, an die Wand gedrückten Kerne sehr hinderlich. Doch war es mir gelungen, durch nachträgliche Färbung der Präparate mit polychromem Methylenblau und nachfolgende Tanninentfärbung verschiedene vacuolenführende Kerne, — namentlich in solchen Zellen, die nur ganz oberflächlich angeschnitten waren, und deren mit Osmium gefärbter Inhalt nicht allzu dunkel war, — in schönster Weise darzustellen. Ein Blick auf die Vacuolen solcher Kerne genügte, um die Gegenwart irgend welcher öliger oder fettiger Substanzen in ihnen auszuschliessen. Denn während der fettige Inhalt des Zellleibes selbst von Osmium angegriffen war, erschien die Vacuole des zu ihm gehörenden Kerns genau so transparent, wie sie es in den mit Aether oder Alkohol extrahirten Präparaten war: sie enthielt, mit anderen Worten, keine Spur von Fett (s. Taf. XXII, Fig. 5).

Nach Ausschliessung des Fettes und der fettähnlichen Substanzen hätten wir nur noch zwischen Luft, oder überhaupt einem Gas, und Flüssigkeit zu entscheiden. Dass die Mehrzahl der Kerne des subcutanen und des inneren Fettes Gasbläschen enthalten sollte und dass sich solche immer wieder in der Substanz

des Kernes bilden, um aus demselben nach dem Innern der Zelle schliesslich zu entweichen, — erscheint dermassen unwahrscheinlich, dass wir diese monströse Vorstellung fallen lassen können. Es bleibt uns also nichts übrig, als anzunehmen, dass der Inhalt der Vacuolen nur Flüssigkeit sein kann. Da sich nun aber auch mit den stärksten Systemen weder Präcipitationen, noch Krystalle, noch irgend welche organisirte Strukturen in ihr erkennen lassen, so bleibt nur die Annahme übrig, dass diese Flüssigkeit eine homogene Lösung darstellt. Sehr unwahrscheinlich ist es jedenfalls, dass die Vacuolen nur reines Wasser enthalten sollten, vielmehr enthalten sie wahrscheinlich gewisse nicht näher bestimmbare Salze und lösliche Eiweissstoffe. Was die chemische Reaktion des Vacuoleninhaltes anlangt, so spricht manches dafür, dass sie alkalisch reagirende Flüssigkeit enthalten.

Dies scheint mir z. B. daraus hervorzugehen, dass die Randschicht des Fetttropfens der Zelle ein exquisit schaumartiges Aussehen bietet. Stellen wir uns vor, dass ganz kleine Tröpfchen alkalischer Flüssigkeit einem grösseren Fetttropfen immerfort zugesetzt werden, so werden wir es begreiflich finden, dass die Peripherie des Fetttropfens beim Contact mit dem Alkali zum Theil verseift wird und bei Schwärzung durch Osmium schaumiges Aussehen darbietet. So können wir auch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit aus dem schaumartigen Aussehen der äusseren Schicht des geschwärzten Fetttropfens auf den alkalischen Character der Flüssigkeit schliessen, welche in Form von Vacuolen aus dem Kern in den Zellleib successive übertritt. Ein exacter mikrochemischer Beweis kann übrigens, bei der Kleinheit der betreffenden Gebilde, kaum geliefert werden[1]).

---

1) Nach Schluss dieser Arbeit, gelegentlich der Demonstration meiner Präparate in der Sitzung des Heidelberger Naturhistorisch-Medicinischen Vereins, am 14. Juni dieses Jahres, erklärte Herr Geheimrath Prof. G. Quincke mir gegenüber, dass er ganz analoge Vacuolenbildungen bei seinen Versuchen mit Gemischen von ölsäurehaltigen Oelen und alkalihaltigen wässerigen Flüssigkeiten bei und ohne Gegenwart von Eiweiss mit grosser Regelmässigkeit beobachtet habe, und dass er keinen Anstand nehme, diese scheinbar physiologischen Vorgänge auf ganz analoge chemisch-physikalische Bedingungen zurückzuführen. (Vgl. G. Quincke, 1. „Ueber Emulsionsbildung und den Einfluss der Galle bei der Verdauung." Pflüger's Archiv 1879. Seite 136 ff. — 2. „Ueber periodische Ausbreitung von Flüssigkeits-

Aber auch über die funktionelle Bedeutung der Kernvacuolen können leider nur sehr vage Hypothesen aufgestellt werden. Mir ist es nicht bekannt, dass die histologische Forschung bis heute irgendwelche objektiven Kriterien für das Vorhandensein eines nutritiven Stoffwechsels zwischen dem Kern und dem Zellleib entdeckt hätte. Eine Wechselwirkung nutritiver Art zwischen diesen beiden Organen der Zelle muss wohl als ein nothwendiges Postulat des Wachsthums und der Funktion derselben angesehen werden; es ist aber bis heute noch nie gelungen, den zwischen beiden cirkulirenden Saftstrom in flagranti zu ertappen und optisch darzustellen. Es wäre daher zu fragen, ob nicht in der Vacuolisirung der Kerne beim Fettgewebe ein objektiver optischer Ausdruck eines solchen Säfteaustausches vorliegt, welcher sich zwischen dem Kern und dem Zellleib vollzieht. Ich meine sogar, dass zu einer solchen Annahme wohl Berechtigung vorliegt, und will versuchen, diese Meinung näher zu begründen.

Der Leser dieser Arbeit wird mir in Rücksicht auf die sämmtlichen hier niedergelegten Thatsachen darin doch beipflichten, dass von einem Zusammenhang zwischen der Vacuolisirung und der proliferativen Thätigkeit der Zellkerne — gleichviel ob im mitotischen oder amitotischen Sinne — nicht gut die Rede sein kann. Denn erstens sind die vacuolenführenden Kerne durchweg ruhende Kerne, wie man überhaupt bei normalem, nicht in entzündlicher oder atrophischer Wucherung begriffenem Fettgewebe keinen einzigen Kern im Zustande der Mitose findet. Zweitens fehlen aber auch in den Kernen der normalen Fettzellen jegliche Zeichen von sonstiger Kerntheilung, die im Sinne der indirekten Fragmentirung etwa gedeutet werden könnten. Somit kommt also für die Beurtheilung des Vacuolenphänomens die formative Thätigkeit des Kerns nicht in Betracht.

Was könnte nun sonst dieses Phänomen sein, wenn es nicht

---

oberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen.“ Annalen d. Phys. u. Chem. N. F., B. 35. 1888. S. 622 ff. — 3. „Ueber freiwillige Bildung von hohlen Blasen, Schaum und Myelinformen durch ölsaure Alkalien und verwandte Erscheinungen, besonders des Protoplasmas.“ Ebenda B. 53. 1894. S. 611.) — Sobald mir die Zeit es erlauben wird, werde ich in einer besonderen Mittheilung auf diese Frage und die sich aus ihr ergebenden Consequenzen für unsern Gegenstand näher zurückkommen.

ein Artefact oder ein Degenerationszeichen des Zellkernes ist? Dass die Annahme der arteficiellen Entstehung der Vacuolen zum mindesten unwahrscheinlich ist, ist oben dargethan worden. Ebensowenig kann aber in ihnen eine Erscheinung, die auf Entartung der Kerne hinweist, erblickt werden. Wir müssen vielmehr, wenn wir alles zusammenfassen, was wir von der Vacuolisirung schon wissen, sagen, dass alle Momente mit grosser Wahrscheinlichkeit gerade dafür sprechen, dass die Vacuolen ein Ausdruck der nutritiven Funktion der Kerne sind. Wir haben doch gesehen, dass im embryonalen Fettgewebe, wo die Impletion der Zellen mit Fett gegen die spätere extrauterine Entfaltung der Fettzellen noch sehr zurücktritt, das Phänomen nur schwach ausgeprägt ist; dass die Vacuolen in denjenigen Lebensepochen am üppigsten in die Erscheinung treten, welche mit der mächtigen Entfaltung des Fettes einhergehen; dass bei Greisen, bei welchen das Fett schon zu schwinden beginnt, die Vacuolen viel seltener werden, und schliesslich, dass das Phänomen der Vacuolisirung in direktem Verhältniss zur Entfaltung des Fettpolsters und in umgekehrtem zu seiner Atrophie steht. Dementsprechend fanden wir bei alten, grossen Lipomen die stärkste Anhäufung der vacuolisirten Kerne.

Nach alledem kann man hier doch nicht ernstlich von Entartungsphänomen reden. Viel plausibler erscheint es, die Vacuolen als Produkt einer bestimmten nutritiven, oder sogar sekretorischen Thätigkeit der Fettzellkerne aufzufassen [1]). Das beständige Spiel, das darin besteht, dass eine Vacuole nach der anderen mitten in der Kernstruktur entsteht, sich vergrössert und schliesslich nach dem Innern der Zelle entweicht, kann doch nichts anderes bedeuten, als dass der Kern einen Theil seiner Substanz in flüssigem Aggregatzustand an die Zelle abgiebt [2]), also im gegewissen Sinne als Sekretionsorgan fungirt.

---

1) Bei dieser Gelegenheit kann ich nicht umhin, auf eine entfernte Analogie hinzuweisen, die zwischen unseren Vacuolen und den Vacuolen besteht, welche Ranvier (Journal de Mikrographie 1883 und Comptes rendus de l'Académie des Sciences 1887. B. 104. S. 819 und B. 105. S. 145) im Protoplasma der Becherzellen des Frosches beschrieb, wo sie auch unzweifelhaft eine nutritiv-secretorische Function haben.

2) Dass der Kern auch Substanzen von wirklich flüssigem Ag-

Zwei wichtige und schwierige Fragen aber müssen noch nach Möglichkeit beantwortet werden: 1. Warum äussert sich die vermuthliche nutritiv-sekretorische Thätigkeit des Kerns in Form von Vacuolen, d. h. warum verläuft dieselbe so discontinuirlich, dass man die abzusondernde Flüssigkeit stossweise, erst nachdem sie sich bis zur Bildung von Vacuolen im Kern angesammelt hat, denselben verlassen sieht, anstatt dass ihr Strom immerfort continuirlich aus dem Kernleib in den Zellleib fliesst? — 2. Warum beobachtet man die Vacuolenbildung nur in den Kernen des Fettgewebes, wo sie gewissermassen ein specifisches Phänomen darstellt, während man in anderen Geweben, wo der Kern wahrscheinlich doch auch nutritive Funktionen besitzt, dieselbe, wie ich mich nach sorgfältigem Suchen überzeugt habe, vermisst?

Diese zwei Fragen hängen, wie es mir scheint, eng miteinander zusammen, und wenn die Vorstellung, die ich mir darüber gebildet habe, hier auch mit aller Vorsicht, weil nur schwer beweisbar, wiedergegeben wird, so glaube ich doch den gemeinsamen Grund für die beiden fraglichen Erscheinungen darin finden zu müssen, dass der Inhalt einer reifen Fettzelle eben Fett ist[1]), d. h. eine Substanz, welche einen wesentlich anderen Spannungscoëfficienten besitzt, als die dünnflüssigen, wässerigen Säfte, die in den Geweben cirkuliren und von denen gewisse Bestandtheile als Vacuolen aus dem Kern nach aussen geschafft werden.

Ich stelle mir nämlich vor, dass in den thierischen Geweben ein continuirlicher, also optisch imperceptibler Saftstrom zwischen dem Kern und dem Zellleib besteht. Das Fettgewebe nimmt

---

gregatzustand enthält, giebt auch Flemming zu. Er sagt (Ergebn. d. Anatomie und Entwicklungsgesch. B. III. 1893, Artikel „Zelle" S. 91) wörtlich: „Es darf nicht vergessen werden, dass es jedenfalls in vielen, wenn nicht in allen Kernen auch noch Substanzen von wirklich flüssigem Agregatzustand giebt, welche wir uns, die Existenz einer geformten Zwischensubstanz zwischen den Chromatingerüsten vorausgesetzt, in derselben in Form von Vacuolen zu denken haben würden." Man sieht, dass Flemming's Voraussetzungen — in Bezug auf die Fettzellenkerne wenigstens — ihre volle Bestätigung durch meine Beobachtungen erlangen.

1) Anstatt des physiologischen Begriffes „Fett" kann hier auch der physikalisch-chemische Begriff „Oel" gesetzt werden, wie überhaupt in dieser Arbeit die Begriffe „Fett" und „Oel" promiscue gebraucht werden.

den übrigen Geweben des Körpers gegenüber insofern eine Sonderstellung ein, als seine Zellen mit einem von den übrigen wässerigen Säften wesentlich verschiedenen Material ausgefüllt sind. Die Spannung des Fett- oder Oeltropfens, der in der Fettzelle eingeschlossen ist, und der Druck, den er auf die übrigen im Zellinnern liegenden Gebilde, wie Protoplasma und Kern, ausübt, müssen ziemlich hoch sein. Sonst würden ja der Kern und das Protoplasma gut gefüllter Fettzellen nicht so zusammengedrückt erscheinen, wie es stets der Fall ist. Durch die Spannung und den Druck seitens einer vom Kernsaft so heterogenen Substanz, wie das Fett, muss der unter äusserst schwachem, eigenem Druck vor sich gehende Kernsaftstrom, der sich nach dem Innern der Zelle richtet, ausserordentlich behindert sein.

Die erste Wirkung dieser Strombehinderung müsste d i e sein, dass der Kernsaft, anstatt continuirlich aus dem Kernleib zu fliessen, sich im Letztern staut und bei gehöriger Ansammlung, vielleicht infolge des allseitig auf ihn einwirkenden Druckes, die regelmässige Form eines sphärischen Gebildes annimmt.

Mit dem Wachsthum dieser sphärischen Vacuole wächst aber auch ihre Spannung und auch der Gegendruck, den sie dem auf ihr lastenden Drucke des Fetttropfens entgegensetzt. Hat nun die Spannung und der Gegendruck der Vacuole eine Höhe erreicht, die zur Ueberwindung des extranucleären Druckes ausreicht, so sprengt die Vacuole ihre sehr verdünnte Kernhülle und tritt heraus. In diesem Moment vollzieht sich bei der Berührung mit der im lebenden Fett wahrscheinlich vorhandenen Oelsäure die Verseifung an der Peripherie des vermuthlich alkalischen Vacuolenbläschens, welche es ermöglicht, auch ausserhalb des Kerns liegende, aus seinem Leib soeben herausgeschlüpfte Vacuolenbläschen vor ihrer endgültigen Auflösung in der Zellsubstanz optisch als solche wahrzunehmen. Der zarte Saum, den man als Begrenzung dieser nur zum Theil oder ganz aus dem Kernleib herausgetretenen Bläschen erkennt, dürfte somit einer festen Seife entsprechen.

Unmittelbar nach dem Austritt der Vacuole oder sogar, ehe noch eine Vacuole den Kernleib verlassen hat, beginnt dasselbe Spiel von neuem, indem sich eine neue Vacuole innerhalb des Kernes bildet.

So stelle ich mir den Mechanismus der Vacuolenbildung und die Ursache ihres ausschliesslichen Vorkommens in den Kernen der Fettzellen vor.

Zusammenfassung der Resultate.

Die Ergebnisse dieser Arbeit lassen sich unter Weglassung aller untergeordneten Momente in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die ruhenden Kerne der meisten Fettzellen enthalten scharf umschriebene, sphärische oder ellipsoidische Vacuolen, deren Inhalt fettfreie, wahrscheinlich alkalische Flüssigkeit ist.

2. Die Vacuolen entstehen juxtanucleolär, als ganz winzige Bläschen inmitten der Kernsubstanz, vergrössern sich durch eigenes Wachsthum oder durch Verschmelzung mit anderen benachbarten Vacuolen desselben Kerns, überschreiten schliesslich die Kerncontouren und entweichen dann nach dem Binnenraum der Fettzelle.

3. Nach dem Austritt der Vacuole aus dem Kern bleibt die von ihr zurückgelassene napfförmige Depression des Kerncontours oder auch der lochförmige Durchbruch des ganzen Kerns eine Zeit lang bestehen. Inzwischen beginnt eine neue Vacuole im Innern des Kerns denselben Vorgang der Auswanderung.

4. Da die Vacuolisirung der Kerne nur bei gut ausgebildeten, keineswegs aber bei atrophischen Fettzellen beobachtet wird, so muss ein direkter Zusammenhang zwischen dieser Besonderheit des Fettgewebes und seiner Ernährung angenommen, und demnach dem Kern der Fettzelle auch eine wichtige nutritive Funktion zugestanden werden.

5. Ueber die Ursachen und den Mechanismus des ganzen, ausschliesslich den Fettzellen zukommenden Phänomens lassen sich naturgemäss nur Vermuthungen aussprechen. Wie aus der Kernabplattung ersichtlich, muss der Fetttropfen der Zelle einen hohen Druck auf den Kern ausüben und dadurch den Saftstrom, der vermuthlich vom Kern zum Zellprotoplasma fliesst und bei allen übrigen Geweben continuirlich verläuft, bis zu einem gewissen Grade hemmen, d. h. ihn in einen discontinuirlichen Strom umwandeln. Die nächste Folge dieser Hemmung ist eine optisch wahrnehmbare Flüssigkeitsansammlung im Kern, welche als Vacuole imponirt. Erst mit dem Wachsthum dieser Flüssig-

keitsmenge oder Vacuole erreicht dieselbe eine genügend hohe Spannung, um den auf dem Kern lastenden Druck zu überwinden und nach dem Binnenraum der Fettzelle zu entweichen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Fig. 1. Schematische Darstellung eines vacuolisirten Kerns. Die im Centrum des Kerns belegene Vacuole zeigt einen Rand aus verdichteter Chromatinsubstanz. Links am Rande ein Nucleolus. Ein zweiter rechts, inmitten der Kernstructur.

Fig. 2. Ein Zellkern aus dem Panniculus eines Erwachsenen. Im Centrum entstehende Vacuole mit einem grösseren und einem kleineren Kernkörperchen am Rand. Starke Vergrösserung.

Fig. 3. Ein Zellkern aus dem Panniculus eines Erwachsenen. Vacuole in voller Entwickelung. Deutlicher Rand von verdichteter Chromatinsubstanz. Starke Vergrösserung.

Fig. 4. Zellkerne aus dem Panniculus eines Erwachsenen. In der Mitte ein Kern mit zwei benachbarten Vacuolen, die in Verschmelzung begriffen sind. Deutliche Kernkörperchen am Vacuolenrand. Rechts ein tetraëdrisch geformter Zellkern mit Vacuole und Kernkörperchen am Vacuolenrand.

Fig. 5. Frisches Fettgewebe vom Menschen, in Chromosmiumessigsäure fixirt. Der Fetttropfen der Zellen tief geschwärzt, mit Ausnahme der peripher oder tangential abgeschnittenen Theile (*b*, *d* und z. Th. *a*) der Zellen, welche innerhalb des schwarzen Feldes hellere rundliche Räume zeigen, die den Verseifungsbläschen an der Peripherie des Fetttropfens entsprechen dürften (s. Text S. 471). Die mit polychromem Methylenblau gefärbten Zellkerne (*c*, *d*) sind naturgemäss im Profil zu sehen. Davon Zellkern *d* vacuolisirt. Vacuole transparent, also nicht fetthaltig. Starke Vergrösserung.

Fig. 6. Zwei Zellkerne aus dem Knochenmarkfett des Menschen. Beide vacuolisirt. In *a* tritt die Vacuole aus dem Kern heraus. In *b* nimmt sie den ganzen Durchmesser des Kerns ein. Homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 7. Einige Fettzellen mit vacuolisirten Kernen aus dem Knochenmark des Menschen. Zwischen den Zellen schön gefärbte reticuläre Substanz. Das Protoplasma, sowie auch andere Bestandtheile des Knochenmarks, weggelassen. *a* Kern mit Vacuolen, die sich dem Rande genähert haben. *b* Kern mit einer grössern zum Austritt bereiten Vacuole. *c* Kern mit einer peripheren und einer centralen Vacuole. *d* Kern, aus dem die Vacuole soeben herausgeschlüpft ist. Die Letztere ist als ein Seifenbläschen dicht neben ihm erkennbar, während der Kern selbst einen helleren centralen Raum zeigt, der die ursprüngliche

Lage der Vacuole innerhalb des Kerns markirt. *e* Kern mit einer Einkerbung des Randes, die ebenfalls einer entwichenen Vacuole entspricht. Starke Vergrösserung. Polychrome Methylenfärbung.

Fig. 8. Einige Fettzellen mit vacuolisirten Kernen aus dem Panniculus eines Erwachsenen. *a*, *b* von der Fläche gesehene; *c*, *d* im Profil gesehene Kerne. *b* Ringform zeigend; *e* Kern mit deutlichem Vacuoleneinschluss, welcher nicht die geringste Aehnlichkeit mit einem Loch hat. *d* zeigt die schon ausserhalb des Kerns befindlichen Contouren des Vacuolenbläschens, welche seiner festen Seifenhülle entsprechen dürften (vgl. Text S. 475). *e* Capillargefäss im Querschnitt; *f* ein solches im Längsschnitt. Zeiss, homog. Immers., $^1/_{12}$, Oc. 4. Färbung mit polychromem Methylenblau.

Fig. 9. Verschiedene Kernformen aus den Fettzellen des Knochenmarks des Menschen. Zeiss, homog. Imm., $^1/_{12}$, Oc. 4. Färbung mit polychr. Methylenblau. *a* sphärische Vacuole im Moment des Durchtritts aus dem Kern mit deutlicher Seifenhülle versehen (Text S. 475). Im Innern des Kernes zahlreiche, in Entwickelung begriffene, kleine Vacuolen. *b* die sich zum Austritt vorbereitende Vacuole mit abgehobener dünner Lage Kernsubstanz, welche das Bläschen nach aussen begrenzt. *c* zwei Vacuolen; während eine grosse, von deutlicher Seifenhülle umgeben, aus dem Kern heraustritt, bildet sich im Innern des Kerns eine zweite Vacuole. *d* ein Kern, von der Fläche gesehen, mit deutlicher Napfbildung, welche bei einer gewissen Einstellung des Mikroskops wie ein Kernloch aussieht, während sie in Wirklichkeit einer Vacuole entspricht.

Fig. 10. Einige Kerne der Fettzellen aus dem subcutanen, die Cloake begrenzenden, Fettlager der Salamandra maculosa. Nach den Serienschnittpräparaten des Herrn Dr. Schuberg (vgl. Text S. 458 ff.). Frische Objekte, in Sublimat fixirt und mit Boraxcarmin gefärbt. Zeiss, hom. Imm., $^1/_{12}$, Oc. 4. Die Kerne, die riesige Dimensionen haben, zeigen die betreffenden Verhältnisse ausserordentlich deutlich. *a* Kern von der Fläche gesehen, mit runder Napfbildung, die einer Vacuole entspricht. *b* Convex-concaver Kern in Profilansicht, mit einer schönen sphärischen Vacuole, die den Kern auf seiner convexen Seite durchbricht. *c* Convex-concaver Kern mit einer an seiner concaven Seite durchbrechenden Vacuole. Hier, wie auch in *b*, die Seifenhülle der Vacuole schön sichtbar. Die Linie *ss'* zeigt die Schnittebene an, welche von dem Kern eine (untere) Hälfte abschneidet, die, von oben gesehen, der Figur *d* ähnlich sehen würde. *d* Wahrscheinlich angeschnittener Kern mit einem Loch in der Mitte und einem halbkreisförmigen Ausschnitt am Rand. Das Loch, wie der Ausschnitt dürften den durchbrochenen Vacuolen entsprechen.

Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca.

Von

M. Nussbaum.

Hierzu Tafel XXIII.

Die Vena abdominalis anterior verläuft bis zu der vom Kopf aus als ersten gerechneten Inscriptio tendinea des M. rectus abdominis, den vorderen Bauchdecken dicht anliegend, in der Linea alba. Von hier aus hebt sie sich in ihrem weiteren oral zur Leber gerichteten Laufe immer weiter dorsalwärts von den Bauchdecken ab und liegt an der freien Kante eines vom Peritoneum gebildeten Lymphraumes.

Die Lymphbahnen der Rana temporaria L. haben, soweit mir bekannt geworden, zuletzt eine eingehende Beschreibung durch S. Jourdain erfahren. Herrn A. Sabatier in Montpellier fühle ich mich ungemein zu Dank verpflichtet für die Güte, mit der er mir die sonst kaum zugängliche Arbeit zur Verfügung gestellt hat. Jourdain nennt den hier in Frage kommenden Lymphsack Réservoir sternal des sinus thoraciques internes. Es ist hier nicht der Ort, auf die abweichende Darstellung meines Vorgängers auf diesem Gebiete einzugehen; dies wird bei einer anderen Gelegenheit nachgeholt werden können.

Man würde der Lage nach den freien Rand des Réservoir sternal mit der in ihm gelegenen Vena abdominalis dem Ligamentum suspensorium beim Menschen vergleichen können.

Die Basis des prismatischen Lymphsackes ist am Sternum gelegen, seine Spitze trennt die beiden Hauptleberlappen, den rechten und den linken. Die Seitenflächen divergiren von der Berührungsebene der Musculi recti am Sternum lateral- und dorsalwärts. An der vorderen Bauchwand verlaufen die seitlichen Lamellen, von der Mittellinie jederseits, zuerst schräg über den ersten oral gelegenen Abschnitt des M. rectus abdominis, dann in der schräg lateral und oral verlaufenden Trennungsfurche dieses Abschnittes des M. rectus abdominis und des M. sternohyoideus, um

schliesslich die Abgrenzung zwischen M. obliquus abdominis internus und M. sternohyoideus zu erreichen.

Trennt man die Insertionen des Sackes an der vorderen Leibeswand, die Basis des primatischen Raumes, ab, so liegt die ventrale Fläche des Herzbeutels frei. Nach den Seiten hin ist das Pericard mit der Wandung des Sackes verwachsen; die Herzspitze ist bei Rana esculenta hungarica mit ihm durch eine grössere Zahl von Fäden vereinigt, so dass unter dem freien Rande des Lymphsackes, der die Vena abdominalis trägt, ein vielmaschiger, allmählich vom Herzen gegen die Leber zugespitzter Lymphraum sich weiter erstreckt. Dasselbe Maschenwerk findet sich auch an der dorsalen Fläche zwischen Herzbeutel und Lymphsack, so dass diese beiden Theile an den Seiten fest verwachsen, an der ventralen Fläche ganz von einander getrennt, an der Spitze der Herzens und auf der dorsalen Fläche durch zahlreiche Fäden mit einander verbunden sind.

In den Lymphsack ragt somit der Herzbeutel hinein, und ist mit ihm in der angegebenen Weise verwachsen.

Der Abfluss der Lymphe aus dem Réservoir sternal findet nach der Achselhöhle hin statt. Eine nähere Beschreibung dieser Verhältnisse gedenke ich im Zusammenhang mit den übrigen Lymphbahnen der Amphibien an einer anderen Stelle zu geben. Hier ist noch das Folgende von Interesse.

Nach der oben gegebenen Beschreibung erreicht der Herzbeutel den oralen, stumpfen Leberrand nicht. Der zwischen Herzbeutel und Leber gelegene Theil des Réservoir sternal dehnt sich entlang dem stumpfen Leberrande auch nach den Seiten aus. Die Wände dieser flügelartigen Ausläufer des Réservoir sternal treffen hart an der Leber aufeinander, um wieder auseinander zu weichen und den peritonealen Leberüberzug zu bilden. Da die Leberlappen der beiden Körperseiten ventral ganz von einander getrennt sind, so wird in der Mittellinie der peritoneale Leberüberzug beider Leberhälften sich mit der freien Kante des Réservoir sternal vereinigt auf die Gallenblase und von da auf Magen und Dünndarm fortsetzen und das schon oben beschriebene Ligamentum suspensorium hepatis bilden. Die Bauchfellduplicatur am oralen stumpfen Leberrande wird man vergleichsweise Ligamentum coronarium nennen können. Ein eigentliches Ligamentum teres an der dorsalen Fläche der Leber gibt es beim Froch nicht. Die zwischen

den rechten und linken Leberlappen eingeschobene Bauchfellplatte des Ligamentum suspensorium hepatis trägt zwar an ihrem freien Rande eine Vene, die Vena abdominalis anterior; die Leberlappen sind aber in der Mittellinie so vollständig von einander getrennt, dass es nicht zur Bildung eines Ligamentum teres kommen kann wie bei der menschlichen und Säugethierleber, deren Lappen in der Mittellinie mit einander verwachsen sind, so dass ein Theil des Ligaments von der ventralen Leberfläche als Ligamentum suspensorium hepatis zur vorderen Bauchwand verläuft, ein anderer an der dorsalen Leberfläche als Ligamentum teres.

Für die Lage des Eileiters von besonderer Bedeutung ist die laterale Fortsetzung des Ligamentum coronarium hepatis zur Rumpfwand hin in das Ligamentum triangulare hepatis. Das Ligamentum triangulare hepatis ragt mit einem freien ventralen Rande segelartig in die Bauchhöhle hinein, legt sich gegen die der Leber zugerichtete Wand des Réservoir sternal zur Bildung einer capillaren Rinne an, geht lateral glatt in das Peritoneum der seitlichen Rumpfwand über und bildet im weiteren Verlauf mit dem Peritoneum der dorsalen Leberfläche, der seitlichen und hinteren Rumpfwand vereinigt den peritonealen Ueberzug der Lunge. Jede der beiden Lungen ragt somit in eine Ausstülpung des Peritoneum hinein, die mit der Lungenoberfläche innig verwachsen ist, und die von der Lungenwurzel aus ventral in das Ligamentum triangulare hepatis, lateral und dorsal in das Peritoneum der Bauchwand und medial in den Bauchfellüberzug der Leber und der übrigen Eingeweide continuirlich zu verfolgen ist.

Da das Ligamentum triangulare hepatis, wie oben gesagt, segelartig in die Bauchhöhle vorspringt und mit freiem Rande ventralwärts aufhört, so muss es sich für gewöhnlich wie gegen das Réservoir sternal, so auch gegen die Lunge eng anlegen und den verschiedenen Zuständen der Ausdehnung dieser beiden Theile sich anpassen. Welche Rolle der Raum zwischen Ligamentum triangulare hepatis, Lunge, seitlicher Rumpfwand und dorsaler Leberfläche zur Zeit der Eilösung spielt, kann erst später untersucht werden. Den Raum selbst wollen wir Recessus pulmonalis dexter et sinister nennen, die Rinne zwischen stumpfem Leberrand bis zum Ligamentum triangulare und seitlicher Wand des Réservoir sternal, lateral vom Ligamentum suspensorium,

Rima hepatica transversa dextra et sinistra; zu diesen Rinnen am oralen stumpfen Leberrande führt jederseits vom Ligamentum suspensorium hepatis der Sulcus longitudinalis dexter et sinister.

Klappt man Lunge und Leber oralwärts zurück, dass die dorsalen Flächen dieser Organe ventral zu liegen kommen, so zeigen sich Taschenbildungen, die auf den beiden Körperseiten nicht gleichartig gebaut sind. Links liegt dorsal hinter der Lunge der grösste Theil des Oesophagus, während rechts nur ein kleiner Abschnitt desselben sichtbar wird. Die mediane Grenze der rechten Taschen gibt die Fortsetzung des Ligamentum suspensorium in das Ligamentum hepato-duodenale ab; rechts liegt Gallenblasse und ein Theil des Pankreas, weiter abwärts das Mesenterium als Fortsetzung der medianen Grenze. Auf der linken Seite ist wegen der Drehung des Magens die Lagerung complicirter. Die der rechten entsprechende Tasche wird in der Gegend der Leber nicht von dem Ligamentum suspensorium hepatis begrenzt, sondern von dem Oesophagus; geht dann aber entlang dem Mesenterium bis zum Rectum; man sieht links die Milz in diese Tasche hineinragen und einen Theil des Pankreas. Auf beiden Körperseiten erheben sich von der Wurzel des Darmgekröses aus seitlich die Ovarien, die an ihren Bauchfellplatten wie eine Insel in die Peritonealtaschen hineinragen. Der Bauchraum wird seitlich von den Ovarien wiederum vertieft, indem das Bauchfell hier ein Gekröse für den Eileiter bildet. In dem Raum zwischen Eierstock und Eileiter sieht man die Niere durch das Bauchfell hindurch schimmern.

Das Mesovarium erhebt sich analwärts mit einem freien Rande von der Unterlage, bildet also entlang dem medianen und caudalen Rande der Niere eine Tasche, ehe es in Form eines Gekröses an den Eileiter tritt, während es an allen übrigen Stellen glatt in den weiteren Verlauf des Bauchfells übergeht. So gelangt man von dem Spalt zwischen Eierstock und Uterus nebst Rectum und Dünndarmgekröse an der oralen Spitze des Eierstocks um den Fettkörper herum glatt in den Spalt zwischen Eierstock und Eileiter; an dem analen Ende des Eierstocks muss man erst über das vom Eierstock zum Uterus ausgespannte Segel der freien Bauchfellfalte hinweggleiten, ehe man in den Spalt zwischen Eierstock und Eileiter hineingeräth.

Seitlich vom Eileiter und seinem stark entwickelten Ge-

kröse vertieft sich der Bauchraum zu einer Spalte zwischen seitlicher Rumpfwand und Eileiter, um in der Gegend der Lungenwurzel mit der rechten und linken Bauchtasche zusammenzufliessen.

Zwischen die rechte und linke Bauchtasche ist eine mediane Bauchtasche eingeschoben, deren Lagerung sich folgendermaassen verhält.

Der Magen steigt nach rechts abwärts; vom Pylorus aus erhebt sich der Anfangstheil des Duodenum mit einem aufsteigenden Schenkel bis in die Nähe der Leber, um von dort in analwärts offenem Bogen wieder abwärts zu steigen. Pylorustheil des Magens und Duodenum bilden somit eine S förmig gebogene Curve, die an der Stelle, wo die beiden Bogen des S zusammentreffen, durch eine Bauchfellfalte an der Leber zurückgehalten wird. In dieser Bauchfellfalte liegt ein Theil des Pankreas; ein anderer Theil des Pankreas liegt dem aufsteigenden Schenkel des Duodenum an; ein dritter verläuft quer im Anfangstheil des Dünndarmkröses.

Unter der Bauchfellfalte, die, vom Duodenum ausgehend, das Pankreas umschliesst und zur Längsspalte zwischen dem rechten und linken Leberlappen an der Gallenblase vorbeizieht, führt ein Loch zwischen Bauchfellüberzug des Pankreas und Bauchfellüberzug der dorsalen Leberbrücke nach dem Raum der medianen Bauchtasche.

Wir unterscheiden drei Leberlappen: den rechten, den linken und den auf der linken Seite des Ligamentum suspensorium unter dem linken Lappen gelegenen dorsalen Leberlappen. Der rechte und der dorsale Leberlappen werden dorsal vom Ligamentum hepato-duodenale durch eine schmale Brücke der Quere nach mit einander verbunden. In den analen Zipfel dieser Querbrücke tritt die Vena cava inferior ein. Durch die geschilderten Lagerungsverhältnisse wird es klar, dass beim Frosch ein Theil des Pankreas, der aufsteigende Theil, links von der Gallenblase zwischen rechtem und dorsalem (links gelegenem) Leberlappen und ventral vor der dorsalen Leberbrücke sich findet. Die Oeffnung im Bauchfell zwischen aufsteigendem Pankreaszipfel und dorsaler Leberbrücke wird man dem Foramen Winslowii des Menschen vergleichen können. Mit dieser Bezeichnung soll keineswegs die entwicklungsgeschichtliche und vergleichend anatomische Bedeutung der von rechts aus in die mediane Bauch-

tasche führenden Oeffnung im Bauchfell der Frösche gelöst werden; ich gehe an dieser Stelle auf die zur Zeit in dieser Frage schwebende Controverse hier nicht ein.

Hebt man Magen und Duodenum in die Höhe, so wird von links aus gesehen in der Höhe des queren Pankreaszipfels das Bauchfell durchbrochen, während es oral am Oesophagus und anal von dem queren Pankreaszipfel eine continuirliche Platte, die linke Seite des Darmgekröses darstellt. Klappt man den Magen in seine ursprüngliche Lage zurück, schlägt aber den linken Leberlappen kopfwärts in die Höhe, so zeigt sich der grosse links gelegene Eingang zur medianen Bauchtasche, der ventral von der Leber gedeckt, rechts vom aufsteigenden Pankreaszipfel, links vom Oesophagus und Anfangstheil des Magens begrenzt wird. Die Tasche senkt sich nach rechts analwärts; ihre rechts gelegene Wand wird von dem hier gelegenen Theile der dorsalen Leberbrücke, dann vom Peritoneum allein gebildet; die ventrale Wand der Tasche ist netzartig durchbrochen; dass dasselbe von einem Theile ihrer dorsalen Wand gelte, ist vorhin schon angegeben worden.

Der Eingang zum Eileiter liegt oberhalb des Recessus pulmonalis, in dessen Grund die Lunge und der Oesophagus gelegen sind. Im Leben zieht nach rechts und links von der Stelle, wo das Ligamentum suspensorium hepatis an das Réservoir sternal tritt, dem stumpfen Leberrand entlang eine capillare Rinne zu der Eileiteröffnung hin. Begrenzt wrd diese von dem Ligamentum triangulare hepatis, das mit einer hakenförmigen Biegung den lateralen Rand der Eingangsöffnung umkreist und diese laterale Stelle der Eileiteröffnung zu einer flachen Tasche gestaltet. Der Rand der Tasche geht dann, bevor die Rumpfwand erreicht ist, glatt in die peritoneale Wandung des Réservoir sternal und wegen der Verbindungen dieser Wand mit dem Herzbeutel in diesen mittelbar über. Die Eingangspforte des Eileiters liegt somit oral und lateral im Ligamentum triangulare hepatis, erreicht die Rumpfand aber nicht. Praktisch genommen ist das Ligamentum triangulare hepatis das Aufhängeband des Anfangstheiles vom Eileiter. Dieser liegt nun eine kurze Strecke weit, analwärts vom Ligamentum triangulare hepatis den untergelegenen Fasern des Obliquus abdominis eng an, bekommt dann vom Oesophagus her ein weites Gekröse, so dass er frei in die Bauchhöhle hinein-

ragt und die Windungen machen kann, die er in erwachsenen Thieren aufweist. Die Lage des Anfangstheiles des Eileiters anal vom Ligamentum triangulare hepatis ist eine zuerst dicht an der Zwerchfellskuppe des Musculus obliquus abdominis internus entlang lateral gerichtete; hierbei geht der Eileiter über die ventrale Fläche der Lungenwurzel an ihre laterale Seite, um eine kurze Strecke weit dorsal von der Lunge lateral am Oesophagus zu verlaufen, bis er das schon oben erwähnte Gekröse erhält. Bis zu dieser Stelle entbehrt der Eileiter der Drüsen, seine Wandung ist aber gerade hier mit glatten Muskeln ausgestattet, die im drüsigen Theile des Eileiters fehlen.

Die Muskeln sind meines Wissens zuerst von H. Lebrun beschrieben worden. Seiner Darstellung möchte ich das Folgende beifügen. Schlitzt man den Eileiter auf und legt ihn für ein bis zwei Tage in verdünnte Essigsäure, so lässt sich das wimpernde Epithel leicht durch Abpinseln entfernen. Färbung in Haematoxylin ist für die Erkennung der folgenden Einzelheiten vortheilhaft, wenn auch nicht unbedingt nöthig. Unter dem Epithel liegen unverstreichbare Bindegewebsriffe, dann folgt ein reich verästigtes Blutgefässnetz mit einem begleitenden Plexus markloser Nerven. Nach aussen von der Blutgefässschicht liegt eine bindegewebige Haut, in der zahlreiche elastische Fasern und zerstreute netzförmig angeordnete glatte Muskelfasern enthalten sind. Die Contraction dieser Fasern wird also unter allen Umständen eine Verkürzung und Verengerung des an der Unterlage dorsal befestigten Anfangstheiles des Eileiters hervorbringen müssen, da eine bei anderen Hohlorganen ausgebildete Ring- und Längsmuskelschicht sich noch nicht gesondert hat. 25 % Kalilauge bringt die einzelnen Muskelfasern nach 20 bis 30 Minuten langer Einwirkung am besten zur Isolirung. Aber auch die Wimperzellen bleiben in diesem Reagens gut erhalten, wenn auch wie die Muskelfasern stark verkleinert. Dauert die Einwirkung der Kalilauge länger, oder zieht die Lauge aus der Luft zu viel Wasser an, so geht das Präparat zu Grunde. Doch kann man durch vorsichtiges Neutralisiren mit Essigsäure gute, färbbare Dauerpräparate gewinnen, so dass die 25 % Kalilauge zur Isolirung von Zellen angelegentlich empfohlen werden kann.

Nach derselben Methode konnten in dem Ligamentum triangulare hepatis, das vorhin als Aufhängeband des Eileiters be-

zeichnet wurde, elastische Fasern und glatte Muskeln nachgewiesen werden, die beide in der Längsrichtung des Bandes verlaufen. Durch die Wirkung der glatten Muskeln wird somit die Eingangspforte des Eileiters der Leber genähert werden und der Weg, den die Eier von der Leber her zum Eileiter hin nehmen, verkürzt werden müssen. Gestreckt wird das Band durch die Wirkung des M. obliquus abdominis internus, dessen genauere Beschreibung, soweit sie für unsere Zwecke von Belang ist, weiter unten folgen wird.

Die ersten Schlingen des drüsenhaltigen Theiles des Eileiters sind in die Lungentasche ventral vor der Lunge hinaufgeschlagen, so dass die Eier, wenn sie einmal in den Eileiter gelangt sind, von dieser Stelle an durch das Lumen entgegen der Schwere allein vermittelst der Wimperung, hindurchgepresst werden.

Auf den histologischen Bau der Eileiter gehe ich hier nicht ein; wir verdanken Neumann, Hebold und Lebrun die wichtigsten Angaben über diesen Punkt.

Die Eier werden im Eileiter mit der gelatinösen Schicht umhüllt und verschiedene Zeit lang im Uterus aufbewahrt, bis sie durch das Rectum entleert und vom Männchen befruchtet werden.

Die Lage-Verhältnisse des Uterus zum Rectum und zu den Harnleitern sind von Spengel beschrieben worden.

Schon Swammerdam[1]) bildet die Lage der Tuben in Fig. 4 Taf. 47 ab; doch lässt sich in der Zeichnung die Beziehung zur Leber nicht erkennen, obwohl im Text (pag. 798) besonders hervorgehoben wird, die äussersten Enden der Tuben würden mit ihren Oeffnungen zu den Seiten des Herzens sichtbar und vom Peritoneum und dem Aufhängebande der Leber unbeweglich befestigt, so dass sie an das Ovarium nicht heran rücken könnten. Swammerdam stellte fest, was nach ihm freilich wieder bezweifelt wurde, dass die Eier der Frösche aus den Eierstöcken nur durch die freie Bauchhöhle in die Eileiter gelangen könnten.

Es fragt sich nun, auf welche Weise sich dieser Vorgang vollziehe.

Als man die Wimperung auf den Eingeweiden und dem Peritoneum weiblicher Batrachier[2]) entdeckt hatte, glaubte man

1) Biblia naturae. 2) Vergleiche die Literaturangaben in Neumann's Aufsatz. D. Arch. 11. Bd., 1875, pag. 354.

den Mechanismus des Uebertrittes der Eier in die Tuben durch diesen Fund völlig verstehen zu können. Thiry[1]) hatte überdies gezeigt, dass die von den Flimmerzellen erzeugte Strömung nach dem Kopfe zu gerichtet sei; somit mussten die Eier durch diese Strömung den an der Lungenwurzel gelegenen Bauchöffnungen der Eileiter zugetrieben werden.

Welchen Einfluss die Umarmung der Geschlechter auf das Laichgeschäft habe, lässt sich aus den vorliegenden Angaben nicht erkennen.

Man hat nämlich, um die Bedeutung der Paarung der Geschlechter richtig zu würdigen, wohl zu unterscheiden, ob die Umarmung des Weibchens durch das Männchen nöthig sei, zuerst für die Loslösung der Eier aus dem Eierstock, sodann für ihre Ueberführung in die Eileiter bis zum Uterus hin und schliesslich für ihre Entleerung aus dem Uterus durch die Kloake.

Aus dem Bericht des berühmten Physiologen Spallanzani geht mit Sicherheit hervor, dass zur Entleerung der Eier aus dem Uterus die Hülfe des Männchen nicht immer nöthig sei[2]).

Die Richtigkeit dieser Angaben kann ich nach eigenen Versuchen durchaus bestätigen.

In frostfreien, aber nicht geheizten Räumen überwinterte Exemplare von Rana fusca waren zum grössten Theil seit Ende Februar brünstig geworden. Bei den aus der Umarmung mit dem Männchen gelösten Weibchen waren die Eier im Anfang des Monates März zum Theil noch im Eierstock, bei anderen in der Bauchhöhle, in den Tuben oder gar schon im Uterus.

Am 6. März wurden sechs Weibchen von den Männchen getrennt und in ein besonderes Aquarium verbracht. Ein am 17. März getödtetes Exemplar zeigte alle Eier im Uterus; Mitte April hatten die fünf überlebenden alle den Laich abgesetzt. Von diesen fünf Thieren hatte ein am 24. April getödtetes Exemplar im rechten Uterus noch 33 Stück Eier; Eierstock, Eileiter und linker Uterus waren entleert.

Für die Ausstossung der Eier aus dem Uterus ist somit die

1) Göttinger Nachrichten 1862, pag. 171.

2) Spallanzani's Versuche über die Erzeugung der Thiere und Pflanzen. Deutsche Uebersetzung, Leipzig 1786, pag. 8, § 7.

mechanische Beihülfe des Männchens der Rana fusca nicht erforderlich.

Ob dagegen gerade bei dieser Species auch die Lösung der Eier aus dem Eierstock ohne Mitwirkung der Männchen vor sich gehen könne, scheint mir noch nicht hinreichend entschieden zu sein. Man wird dies einer erneuten Prüfung unterziehen müssen, wenn auch Valisneri's Angaben dafür sprechen, dass vor der Paarung isolirte Weibchen keine Eier legen. Valisneri's Abhandlung ist mir nicht zugänglich gewesen. An der Stelle, wo Spallanzani die Beobachtungen Valisneri's bespricht, ist aber von einem grünen Frosche die Rede. Nun ist es hinlänglich bekannt, dass die Fortpflanzung bei Land und Wasserfröschen nicht nach derselben Schablone vor sich geht, und das, was für Rana esculenta zutrifft, für Rana fusca nicht zu gelten braucht.

Hier möchte ich die Beschreibung einer Methode einschalten, die es mir früher schon ermöglichte, den Bau des Froscheierstocks und das Austreten der Eier aus der peritonealen Seite ihrer Follikel auf das einfachste zu erkennen. Man nehme ein Froschweibchen, dessen Eier den Eierstock eben verlassen haben und sich zum grössten Theil noch in der Bauchhöhle befinden. Bläht man durch eine feine Oeffnung an der Basis eine Eikammer mit Luft auf und versenkt den ganzen Eierstock in Alcohol von 70 %, so wird nur eine einzige Kammer prall gefüllt; die übrigen bleiben zusammengefallen. Würden nun die Eier aus ihren Follikeln, wie noch Stannius[1]) angegeben hatte, in die Höhlung des Ovarium fallen und von hier aus erst in die Bauchhöhle gelangen, so müssten beim Aufblähen von innen her die Follikel als pralle mit Luft gefüllte Kugeln über die peritoneale Eierstocksoberfläche hervorragen. Das geschicht aber keineswegs. Die Oberfläche des Eierstocks zeigt solche mit Luft gefüllte Kugeln nicht. Ersetzt man den 70 % Alcohol allmählich durch absoluten Alcohol unter steter weiterer Aufblähung der Eierstockskammer mit Luft, so bleibt jetzt die Form der Kammer im aufgeblähten Zustande erhalten; sie fällt nicht mehr zusammen. Lebrun hat in Figg. 9 und 10 der ersten Tafel seiner Abhandlung geplatzte Follikel des Froschovarium dargestellt und

1) Lehrbuch der vergl. Anatomie. II. Th. 1846, pag. 240.

so das oben vorgetragene Verhalten illustrirt. Die Topographie der Theile ergiebt sich aus den Figg. 2 und 6 der vorliegenden Arbeit. Demgemäss tritt das Froschei an der peritonealen Seite des Eierstockes nach Ruptur der Theca folliculi und des Follikelepithels nackt in die Bauchhöhle über. Das Follikelepithel bleibt nach dem Platzen in der von Blutgefässen und glatten Muskelfasern durchsetzten Follikelhaut zurück. Weder im Eierstock, noch in der Bauchhöhle nehmen die Eier eine durch die Sonderung der verschieden specifisch schweren Bestandtheile bedingte Drehung an. Man findet den schwarzen und den weissen Pol der Eier nicht wie späterhin nach der Abscheidung des zweiten Richtungskörpers der Schwere nach orientirt.

Ueber den zeitlichen Ablauf der Lösung der Eier aus den Eierstöcken und die Ueberführung nach den Eileitern hin macht Lebrun[1]) in seiner schönen Abhandlung von dem weiblichen Genitalapparat der Batrachier die Angabe, dass dies bei mehr als 200 Weibchen der Rana fusca gleichzeitig innerhalb zweier Stunden geschehen sei. Diese Gleichzeitigkeit wird aber nur unter besonders günstigen Bedingungen eintreten. In dem kalten Winter dieses Jahres habe ich nicht dieselbe Erfahrung machen können. Die Thiere laichten wohl alle ungefähr um dieselbe Zeit, wie dies Pflüger[2]) besonders betont hat; doch vollzog sich die Lösung der Eier aus dem Eierstock und ihre Ueberführung durch den Eileiter in den Uterus in einer nachweislich langen Periode.

Offenbar sind die Bedingungen für das Austreten der Eier aus dem Eierstock bei verschiedenen Thieren verschieden. Hier spielen Ernährungsverhältnisse, Zustände des Gehirns und Rückenmarks nachweislich eine grosse Rolle.

Nach Spallanzani's[3]) Beobachtungen legt das Weibchen von Bufo igneus, vor der Paarung isolirt, doch seinen Laich; beim Laubfrosch sind vor der Paarung alle Eier im Uterus. Auf der anderen Seite berichtet Spallanzani[4]) von der stinkenden Erdkröte, dass isolirte Weibchen die Eier im Eierstock zurückhalten, während gepaarte Weibchen ihren Laich absetzen. Die

1) La Cellule, T. VII, pag. 37.
2) Pflüger's Archiv Bd. XXIX, pag. 27.
3) l. c. pag. 87.
4) l. c. pag. 47.

Rana esculenta aus der Umgegend von Berlin und die aus Ungarn laichen, in Gefangenschaft gehalten, gar nicht[1]).

Da aber alle Anuren dieselbe anatomische Einrichtung ihrer Eierstöcke und Eileiter besitzen, die Männchen bei einer Gattung das Weibchen unter den Vorderextremitäten, bei einer anderen Gattung dicht oberhalb der Schenkel umgreifen, und weiterhin bei einigen Species ohne Beihülfe des Männchens das Weibchen Eier zu legen im Stande ist, so kann die Möglichkeit, die Eier aus dem Eierstock auszustossen, durch die Paarung mit dem Männchen nicht mechanisch herbeigeführt werden.

Während die definitive Entscheidung über die Mitwirkung des Männchens der R. fusca bei der Lösung der Eier aus dem Eierstock noch aussteht, ergibt sich aus Spallanzani's Versuchen mit Gewissheit, dass das Männchen zur Entleerung des Samens durch das umklammerte Weibchen angeregt werde, dass somit auch bei den Fröschen die Samenergiessung ein reflectorischer Vorgang sei. Decapitirte[2]) Frösche hielten nicht allein das eierlegende Weibchen weiter umklammert, sondern befruchteten auch die austretenden Eier. Die Begattung hörte auf, als das Weibchen das Eierlegen zu Ende gebracht hatte.

Die von Spallanzani[3]) beschriebenen eigenartigen Bewegungen der gepaarten Thiere treten auf, sobald die Eier die Kloake des Weibchens verlassen. Das Männchen spritzt alsdann in dünnem Strahl den Samen über die ausgetretenen Eier. Es müssen aber offenbar die Bewegungen des Weibchens die Entleerung des Samens auslösen, da das Männchen mit dem Weibchen gleichfalls Pause macht, wenn die Entleerung der Eier unterbrochen wird[4]). Das Centrum für die reflectorischen Bewegungen und für die Samenentleerung ist aber — nach Spallanzani's Versuch am geköpften Frosch — im Rückenmark gelegen.

Die übrigen hierher gehörigen Angaben Spallanzani's sind entweder mit denen anderer Naturforscher, wie Swammerdam, in direktem Widerspruch, oder so geartet, dass sie für

1) Vergleiche hierzu Pflüger l. c.
2) l. c. pag. 93.
3) l. c. pag. 11.
4) l. c. pag. 12 und 37.

unsere Fragen, d. h. auf welche Weise kommen die Eier in den Uterus, keine Auskunft geben können. So läugnet Spallanzani den Uebergang der Eier vom Eierstock durch die Bauchhöhle in den Eileiter, obschon Swammerdam den Vorgang richtig beobachtet und abgebildet hatte [1]).

Es bliebe somit noch zu entscheiden, ob die Weibchen der Beihülfe der Männchen zur Ueberführung der Eier aus der freien Bauchhöhle in die Eileiter benöthigten.

Dieser Punkt scheint mir durch den oben mitgetheilten Versuch schon entschieden zu sein. Es ist gewiss nicht zu gewagt, die Annahme zu machen, dass unter den sechs im Anfang März isolirten Weibchen mehrere gewesen seien, bei denen die Eier entweder noch im Eierstock oder in der freien Bauchhöhle lagen, wenn man bedenkt, dass bei den um diese Zeit abgetödteten Exemplaren sich dies so verhielt. Immerhin muss ich zugeben, dass der volle Beweis durch neue Versuche erbracht werden muss. Da aber der Natur der Sache nach in ein und demselben Jahre nicht viele Experimente derselben Art angestellt werden können, so muss die Erledigung dieser Angelegenheit auf das nächste Jahr verschoben werden.

Man gestatte mir hier über einen Versuch vom 5. März 1895 zu berichten.

Unter sechs Weibchen, von denen zwei aus der Umarmung der Männchen gelöst wurden, lagen bei einem alle Eier in den Eierstöcken, bei einem anderen die meisten Eier in der freien Bauchhöhle, bei zweien Eier in der freien Bauchhöhle und in den Eileitern, bei den beiden letzten ausser an diesen Stellen auch noch Eier im Uterus. Aber auch bei dem einen Thier, dessen Eier fast alle im Uterus lagen, waren noch einige Eier in dem Recessus pulmonalis zurückgeblieben.

Oeffnet man zur Brunstzeit in Paarung begriffene Weibchen, so sind die Lagerungsverhältnisse der Baucheingeweide verschieden, je nachdem die Eier noch im Eierstock, im Bauchraum, den Eileitern und schliesslich im Uterus sich finden.

Die noch prall gefüllten Eierstöcke liegen der Bauchwand ventral seitlich und analwärts dicht an, sie decken den Enddarm

---

1) J. Swammerdammii Biblia naturae T. II, Leydae 1738. Tafel 47, Fig. 4 und 5 und besonders im Text pag. 807.

und lassen oralwärts die Leber, den Magen und die Schlingen des Dünndarmes frei, decken jedoch bei der Ansicht von der ventralen Seite, die Eileiter zu. Da die Eier nach dem Platzen der Follikelhaut und des deckenden Peritoneum in die Bauchhöhle fallen, so werden die Eierstöcke nach Entleerung der Eier zusammen sinken müssen. Dass dies durch die in den Ovarien vorhandenen glatten Muskelfasern begünstigt wird, bedarf keines weiteren Beweises. Es rücken jetzt an Stelle der Ovarien die Eileiter ventralwärts, bis zur Berührung in der Mittellinie vor; sie nehmen ziemlich genau den Platz ein, den die vorher noch prall gefüllten Eierstöcke verlassen haben. Zwischen den Schlingen der Eileiter und den Bauchdecken und dem Darme liegen die Eier, die durch die Wimperung der Bauchdecken und des Eileitergekröses nach der Leber hin geleitet werden. So lange die Eier in der Bauchhöhle liegen, sind die Taschen ventral und dorsal von der Leber voll von Eiern. Rücken die Eier durch den Eileiter gegen den Uterus vor, bis dieser prall gefüllt ist, so ändert sich naturgemäss wiederum die Lagerung der Eingeweide. Die Eileiter sinken zur Seite zurück; alle Theile werden gegen die Leber hin durch den schwellenden Uterus hingedrängt. Der Mastdarm wird ganz abgeplattet an die vordere Bauchwand angepresst, während er vorher ganz unsichtbar gewesen war. Die Blase ist für gewöhnlich leer.

Würde nun die Wimperung in der Bauchhöhle der Batrachier genügen, alle Eier vom Eierstock aus in den Eileiter überzuführen, so müsste ein zu geeigneter Zeit aller übrigen für die Ueberführung verantwortlich gemachten mechanischen Hülfsmittel beraubtes Weibchen noch im Stande sein, die Eileiter mit den aus dem Eierstock entleerten Eiern anzufüllen. Wir konnten es zum mindesten wahrscheinlich machen, dass die Umarmung durch das Männchen für die Fortbewegung der Eier bis zum Eileiter nicht nöthig ist.

Wenn aber die Eier in die freie Bauchhöhle gerathen und allein durch die Wimperbewegung in die Eileiter geschafft werden, so muss zuvor noch festgestellt werden, in welchen Gegenden der Bauchhöhle Eier liegen und ob an allen diesen Punkten auch Wimperung vorhanden ist.

Die Vertheilung der Flimmerzellen ist an den verschiedenen Stellen des Peritoneum keine gleichmässige. Bald sind die Inseln

von Flimmerzellen rundlich wie auf den Seitenwandungen des Réservoir thoracique oder schlank gestreckt und alsdann zuweilen mit seitlichen Zacken besetzt. Auf beiden Seiten des Ligamentum triangulare hepatis und in der Rima transversa hepatis kommen ausschliesslich wimpernde Zellen vor. An den übrigen Stellen ist ihre Zahl auffällig verschieden, oft sind nur ein bis zwei wimpernde Zellen auf eine grössere Strecke in die Endothelien eingesprengt, an anderen etwa zehn, an noch anderen mehr als hundert.

Das Peritoneum der Bauchmuskeln zeigt die Vertheilung der Wimperzellen derart, dass im Allgemeinen im Bereiche des M. rectus abdominis die nackten Zellen, auf dem M. obliquus abdominis die Wimperzellen in Form von Inseln auftreten. Die Beförderung der Eier entlang der vorderen Bauchwand muss demgemäss viel leichter von Statten gehen als auf den Seiten, da auf den Seiten des Bauches viel weniger Wimperzellen vorhanden sind, als im Bereiche der Linea alba.

Auf der gegen die Lunge zu gerichteten Seite des Ligamentum triangulare hepatis hören die Flimmerzellen wie mit einer scharfen, schräg von der Leber zum Eileiter ziehenden Linie auf. Die Tiefe des Recessus pulmonalis hat kein Wimperepithel.

Am Anfangsstück des Eileiters kommen Wimperzellen und Wimperzelleninseln des Bauchfellüberzuges vor; lateral zum Eileiteranfang ist direct auf dem Musculus obliquus abdominis internus die Zahl der Inseln ganz beträchtlich; medial zum Eileiter finden sich keine Wimperzellen.

Ueberzeugende Präparate gewinnt man durch Einlegen der vorher mit Nadeln gespannten Theile in eine wässrige Lösung von 1 % Ueberosmiumsäure und 0,25 % salpetersaurem Silber. Nach ungefähr einer Minute wird das Präparat ausgewaschen und in Alcohol von steigender Concentration gehärtet. Zerrungen sind zu vermeiden, da die Endothelien leicht als ganzes Häutchen oder in einzelnen Fetzen von der Unterlage abgehoben werden. Man kann aber leicht unversehrte Lappen von 1 qcm Grösse auf die Vertheilung der Wimperzellen untersuchen; man kann sogar bei einiger Uebung die ganzen vorderen Bauchdecken zu einem einzigen Präparat verarbeiten.

Da die Eier die blasigen Eierstöcke an allen Punkten der

Oberfläche verlassen, so müsste man in allen Spalträumen der Bauchhöhle gleich viel Eier erwarten. Erhärtet man aber Frösche der betreffenden Stadien in 70 % Alcohol, der das Secret der Eileiter weder quellen noch sichtlich schrumpfen macht, so findet man in den Spalten zwischen Eierstock und Darmgekröse nur wenig Eier und in diesen Raum Schlingen des Eileiters mit dem entsprechenden Eileitergekröse hineingepresst. Es werden somit durch die Wimperung des Eileitergekröses die Eier aus dieser Gegend weiter nach vorn bewegt werden können, wenn auch dem Raume selbst, soweit ich nach eignen zahlreichen Präparaten schliessen darf, die Wimperung fehlt.

Die zwischen Eierstock und Eileiter austretenden Eier werden durch die Wimperung auf dieser Seite des Eierstockgekröses und durch die Wimperung des Eileitergekröses nach der oralen Bauchgegend befördert.

Was von Eiern den Bauchdecken anliegt, wird durch die Wimperung der Bauchdecken fortbewegt. Die mediane Bauchtasche enthält keine Eier; sie ist vielmehr durch die angrenzenden Theile zusammen gepresst.

Es bliebe noch der oben beschriebene, ventral von der Lunge gelegene Recessus pulmonalis für die Betrachtung übrig. Die Lunge liegt bei Thieren, deren Bauchhöhle mit Eiern gefüllt ist, dicht der Wirbelsäule an, so dass dorsal von ihr keine Eier angetroffen werden. Diese Gegend wimpert nicht; die Eier werden auch aus dem analen Theil der verschiedenen Spalten der seitlichen Bauchtasche an ihr vorbeigeführt. Aber auch die ventrale Fläche der Lunge entbehrt der Wimperung; in gleicher Weise die anal gerichtete Fläche des Ligamentum triangulare hepatis. Nun ist aber gerade der Recessus pulmonalis sehr stark mit Eiern vollgepfropft, wenn das Platzen der Eifollikel eben erfolgt. Die Eier hinterlassen im gehärteten Präparat tiefe Eindrücke auf der ventralen Lungenfläche. Mit den Eiern liegen ventral vor der Lunge die Schlingen des Eileiters, die sich an die orale Parthie seines freien Gekröses, vom Oesophagus aus beginnend, ansetzen.

Im ganzen Recessus pulmonalis sind keine Wimperzellen zu finden; es müssen somit andere Kräfte mitwirken, die die Entleerung desselben besorgen, sobald im Verlauf der Brunst Eier in den Raum gelangen.

Schon Spallanzani beschreibt die heftigen Bewegungen an dem sehr aufgetriebenen Bauche des Weibchen einige Tage nach Anfang der Begattung (pag. 34, l. c.). Es fragt sich somit, ob mit dem Recessus pulmonalis die Bauchmusculatur so verbunden ist, dass die Weite desselben veränderlich wird. Wir werden zu diesem Zwecke den vorderen, oralen Abschnitt des Musculus obliquus abdominis internus genauer zu beschreiben haben, als dies bisher geschehen ist.

Der Musculus obliquus abdominis des Frosches entspringt von den Querfortsätzen der letzten Wirbel, mit dem vierten beginnend. Die analen Portionen des Muskels kommen hier nicht in Betracht. Die oral gelegenen Theile bilden eine zwerchfellartige Kuppel mit einem dorsal und ventral gelegenen Ausschnitt zwischen den Muskeln der beiden Körperhälften. Dorsal ziehen die beiden Aorten durch den Schlitz, um sich in der Höhe des 6. Wirbels zur unpaaren Bauchaorta zu vereinigen. Der dorsal gelegene Theil des Muskels geht an die Seitenwand des Oesophagus, steigt an ihm in die Höhe, fällt gegen die Lunge zu ab, verbindet sich mit der lateralen Parthie der Membran, durch die die Lunge vom Kehlkopf aus in die Bauchhöhle tritt, und setzt sich, von da weiter ziehend an den Herzbeutel, um schliesslich an die vordere Bauchwand überzutreten, ohne jedoch die Mittellinie zu erreichen. Hier, in die ventrale Lücke schieben sich Rectus abdominis und Sternohyoideus ein. Der an der Lunge vorbeiziehende Theil des Eileiters liegt dem M. obliquus abdominis internus direct auf.

Die Contractionen des M. obliquus abdominis werden die durch die Thätigkeit der Kehlmuskeln in die Lunge eingepresste Luft aus der Lunge wieder entleeren; es muss somit im Recessus pulmonalis ein abwechselndes Saugen und Drücken stattfinden, so dass die hier während der Laichperiode vorhandenen Eier durch die Thätigkeit quergestreifter Muskeln ein- und austreten und erst dann, wenn sie auf benachbarte wimperzellenhaltige Theile des Peritoneum gerathen, über die Leber hinweg durch die Rima hepatica transversa zu einem Eileiter überführt werden. Der Recessus pulmonalis erhält dadurch die Bedeutung eines Reservoirs, das um so nöthiger ist, je schneller die Entleerung der Eier aus dem Eierstock vor sich geht.

Der Musculus obliquus abdominis muss aber auch auf die

Lagerung des Eileiteranfangstheiles wirken können, und sobald seine Contraction eintritt, den Eileiter seitwärts verlagern, unter dem er her zur Lunge zieht (vgl. Fig. 1). Dieser Leistung des M. obliquus abdominis wirken die elastischen Fasern im Ligamentum triangulare hepatis entgegen. Median verlagert wird der Eileiter zudem durch die Contraction der glatten Muskeln im Ligamentum triangulare [1]).

Auch die Contractionen des Herzens werden im Verein mit den Athembewegungen eine Saugwirkung nach der Richtung der oralen Begrenzung der Bauchwand bedingen müssen, so dass die Flimmerung auf dem Peritoneum weiblicher Frösche nicht die einzige Kraftquelle ist, wodurch die reifen Eier aus den Eierstöcken in die Eileiter gerathen.

Man kann dies übrigens durch einfache Versuche beweisen.

I. Decapitirt man ein brünstiges Weibchen und zerstört das Rückenmark, so dass Muskelcontractionen nicht mehr auftreten können, so werden Eier, die man in die Gegend der Rima transversa hepatis bringt, binnen zwei Minuten in den Eileiter befördert. Im Recessus pulmonalis bleiben die Eier liegen; wenn auch nach dem Einbringen der Eier alle Theile wieder glatt anliegen.

II. Entnimmt man zur Brunstzeit einer eben getödteten Rana fusca Eier aus der Bauchhöhle und injicirt sie einem anderen Weibchen derselben Art, das alle Eier noch in den Eierstöcken trägt, so werden innerhalb vier bis fünf Stunden die injicirten Eier noch in der Bauchhöhle des Thieres gefunden, wenn es vor der Injection geköpft und sein Rückenmark zerstört war. Bringt man aber ein Ei auf die Rima hepatis transversa, so wird es alsbald in den Eileiter befördert, gleichgültig ob das Herz pulsirt, oder ob es mit Schonung der vorderen Herzbeutelwand entfernt worden war. Hier genügt also die Wimperung zur Fortbewegung der Eier in das Ostium abdominale tubae; nicht so an allen übrigen Stellen der Bauchhöhle.

---

1) Die anatomische Beziehung des M. obliquus abdominis internus zur Lungenwurzel erklärt es, weshalb bei der Exspiration die Lunge selbst comprimirt, das Lumen an der Wurzel der Lunge aber offen gehalten wird.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII.

Fig. 1. Die Theile sind aus der Bauchhöhle einer Rana fusca herauspräparirt, der Fläche nach ausgebreitet und stellen den Anfangstheil des linken Eileiters mit seiner Umgebung, von der Bauchhöhlenfläche gesehen, dar.

O. i. Ein Theil des M. obliquus abdominis internus, fächerförmig ausstrahlend; auf ihm liegt der Eileiter, *E*; die Enden des Muskels setzen sich an die mit dem Herzbeutel theilweise verwachsene peritoneale Wand des Réservoir sternal, *H*, an das von der Lunge zum Durchtritt in die Bauchhöhle durchbohrte Diaphragma und an den Oesophagus.

L. Stück des linken Leberlappens mit einer Nadel so befestigt, dass es sich über die übrigen der Fläche nach ausgebreiteten Theile erhebt und das Ligamentum triangulare hepatis sinistrum *l. tr.* anspannt.

H. Zwischen der peritonealen Wand *H* des Réservoir sternal und dem Ligamentum triangulare hepatis liegt der Eingang zum Eileiter.

E. Der linke Eileiter, anfangs platt und dem unterliegenden Muskel direct aufliegend, bekommt nach kurzem Verlauf entlang dem Oesophagus eine freie Bauchfellduplicatur, *M.*, so dass sich die Fortsetzung des Eileiters von der Unterlage erhebt und die während der Brunst deutlich hervortretenden Schlingen bilden kann.

Oe. Oesophagus. Der peritoneale Ueberzug des Oesophagus ist auf eine Strecke weit abpräparirt, um die Anheftung der Fasern des M. obliquus abdominis internus deutlicher zu zeigen.

Lg. Die dicht am Durchtritt in die Bauchhöhle abgeschnittene Lunge. Man sieht die Kehlkopfknorpel durch die angeschnittene Lunge und den von der Cartilago arytaenoidea zum Oesophagus ziehenden „Spiessartigen Fortsatz" (Ecker Kehlkopf pag. 29).

K. Der spiessartige zur ventralen Wand des Oesophagus hinziehende Fortsatz der Cartilago arytaenoidea.

Fig. 2. Ein Stück des zur Zeit der Brunst eben entleerten Eierstocks von Rana fusca. Ansicht des aufgeblähten Eierstocks von der convexen Bauchhöhlenseite. *a* die Eier für die kommende Brunst, noch rein weiss. *b*, die geplatzten Follikel der eben entleerten reifen Eier. Man sieht die Oeffnungen der Follikel auf der peritonealen Seite der Eierstockswand. Vergr. Zeiss *a*, Oc. 1.

Fig. 3. Brünstiges Weibchen der Rana fusca. Kopf und Beine abgetrennt. Bauchhöhle im oberen Theile eröffnet und rechte

vordere Extremität entfernt, nachdem der getödtete Frosch in 70 % Alkohol erhärtet worden war. Die mit Eiern zum Theil gefüllten Schlingen der Eileiter sind vorsichtig herauspräparirt und die übrigen Theile dadurch in der Lage sichtbar gemacht. Unter den durchschnittenen Brustmuskeln liegt die Wand des Réservoir sternal frei, nach links schimmert bei *H* das Herz durch, im Verlauf des Ligamentum suspensorium *l. s.* ist bei * das Réservoir eröffnet. Das Ligamentum suspensorium *l. s.* trennt den rechten von dem linken Lederlappen. Am oberen Rande des rechten Leberlappens verläuft das Ligamentum coronarium, *l. c.*, das in das frei in die Bauchhöhle hineinragende Ligamentum triangulare hepatis *l. tr.* ausläuft. Die peritoneale Wand des Réservoir sternal umschliesst mit dem Ligamentum triangulare hepatis einen spaltförmigen Raum, in dessen Grund der Eingang zum rechten Eileiter gelegen ist.

O. i. Der innere quere Bauchmuskel (M. obliquus abdominis internus) geht oral in die Wand des Réservoir sternal über und ist lateral ein wenig umgeschlagen worden.

E. Der Eileiter der rechten Körperhälfte, unter dem Ligamentum triangulare hepatis über die Lungenwurzel schräg zur lateralen Rumpfwand ziehend und in der Figur hinter der Lunge her bei E_1 wieder zum Vorschein kommend enthält oral drei Eier.

Oe. Der Oesophagus durch eine Bauchfellduplicatur mit dem frei liegenden Abschnitt E_1 des Eileiters verbunden. Der Eileiter ist an dieser Stelle abgeschnitten, die bis zu E_2 verlaufenden Schlingen sind herauspräparirt, um die Lage des Ovarium, *Ov.*, zu zeigen, das sich in diesem Präparat der reifen Eier entleert hat und gegen die hintere Rumpfwand durch seine Muskeln gezogen wurde.

L. Der rechte Leberlappen von dem durch die Härtung hinterlassenen Spuren der vor der Abbildung des Präparates entfernten Eier an den Rändern wie angenagt und auf der Fläche mit entsprechenden Vertiefungen besetzt. Unter dem rechten Leberlappen sieht man links vom Oesophagus auf die dorsale Leberbrücke und weiter nach links auf die Gallenblase, *G.* Links vom Lig. suspens. hepatis linker und dorsaler Leberlappen. Das Präparat liegt auf der linken Seite, die Hinterextremitäten sind abgeschnitten.

Fig. 4. Ein brünstiges Weibchen der Rana fusca von vorn gesehen. Die Bauchhöhle ist nach Erhärtung des ganzen Thieres in 70 % Alkohol breit eröffnet. Die rechte vordere Extremität ist entfernt, die Hinterextremitäten kurz in den Oberschenkeln amputirt.

Die ganze Bauchhöhle zeigt zwischen den den Decken anliegenden Schlingen der Eileiter die auf der Wanderung zu den Eileiteröffnungen begriffenen, eben aus dem Eierstock

entleerten Eier. Die ganze in der vorigen Figur ausgeräumte, unter dem Ligamentum triangulare hepatis, zwischen Leber und seitlicher Rumpfwand gelegene Lungentasche ist mit Schlingen des Eileiters und mit Eiern ausgefüllt. In der Umgebung des rechten Leberlappens sieht man rechts das Ligamentum suspensorium hepatis, das Herz, das Ligamentum coronarium und triangulare hepatis und zwischen diesem und der peritonealen Wand des Réservoir sternal den Eingang zum rechten Eileiter, der, wie aus der vorigen Figur erkenntlich ist, hier in seinem weiteren Verlauf nicht zu übersehen ist. Erst nach Entfernung des Inhaltes der Lungentasche bis auf die Lunge selbst würde der Anfangstheil des rechten Eileiters unterhalb des Ligamentum triangualare hepatis gesehen werden können.

Fig. 5. Das Präparat ist so hergerichtet, dass man von innen die Eingeweide in der Umgebung des Einganges zum Eileiter der linken Seite betrachten kann.

Weibchen der Rana fusca decapitirt und auf die Schnittfläche des Thorax senkrecht aufgestellt. Die Bauchhöhle ist durch einen Querschnitt eröffnet und die Bauchmuskulatur nach der Richtung gegen den Kopf zu umgeschlagen.

Oi. M. obliquus abdominis internus. Der Eileiter liegt auf dem Muskel. Man sieht die Insertionen am Réservoir sternal und am Sternum, wo neben der Mittellinie Rectus abdominis und M. sternohyoideus verlaufen.

Der linke Leberlappen ist nach rechts herübergezogen; neben ihm ist der dorsale Leberlappen und die Gallenblase sichtbar. In der Mittellinie verläuft die Vena abdominalis anterior gegen die Leber; nach den Seiten zu die Wandung des Réservoir sternal, durch die das Herz durchschimmert. Von dem oberen Leberrande zieht über die Lungenwurzel hin das Ligamentum triangulare hepatis; man sieht in den Eingang zum Eileiter hinein.

Die linke Lunge ist nach rechts herübergezogen, der Eileiter zieht über ihre Wurzel von der Mittellinie her gegen die laterale Rumpfwand, legt sich lateral an den Oesophagus an und bekommt bei * ein eigenes Mesenterium.

Unter der Leber her zieht der Oesophagus, rechts unter der Leber erscheint Magen und Dünndarm.

Oi, Portion des M. obliquus abdominis internus zum Oesophagus. Oi_1, zur Lunge. Oi_2, zum Herzbeutel. Oi_3, zum Sternum. *St*, M. sternohyoideus. *Ra*, M. rectus abdominis. *V. a*, Vena abdominalis anterior. *G.*, Gallenblase. *M*, Magen. *R. L.*, linker Leberlappen. *U. L.*, dorsaler Leberlappen. *Lg*, linke Lunge. *Oe*, Oesophagus. *E*, Eileiter. * Beginn des freibeweglichen Theiles des Eileiters.

Fig. 6. Schnitt durch ein in der Entleerung begriffenes Ovarium von Rana fusca. *a* Stroma des Eierstocks. *b* Theca folliculi eines für die vorliegende Brunst zur Entleerung bestimmten reifen Eies. *c* Das Follikelepithel dieses Eies. *d* Der Dotter des Eies. *e* Das Follikelepithel eines entleerten und nach der peritonealen Seite hin geplatzten Eifollikels.

NB. Das Stroma ist an dem geplatzten Follikel contrahirt und erscheint deshalb dicker. Glatte Muskeln und Blutgefässe bei stärkerer Vergrösserung deutlich sichtbar. Zeiss A. Oc. I.

(Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.)

Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier.

Von

Dr. phil. **R. G. Harrison.**

Hierzu Tafel XXIV, XXV, XXVI und XXVII.

Die vorliegende Abhandlung behandelt die Entwicklungsgeschichte der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier nach Untersuchungen am Salmo salar, den man wohl als einen für diese Zwecke geeigneten Repräsentanten der Knochenfische bezeichnen darf.

Das Studium der Entwicklung so hoch organisirter Fische als der Teleostier wird kaum viel Licht auf den Ursprung der Wirbelthierorgane werfen können; aber augenblicklich tritt bei der Behandlung der Frage nach der Entstehung der paarigen Extremitäten die Bedeutung der Phylogenese in den Hintergrund, seitdem die neueren Arbeiten über die Entwicklung der Flossen bei den tiefer stehenden Selachiern mit Bezug auf diesen Punkt zu Gunsten der neuesten der beiden Theorien, d. h. derjenigen von Thacher, Mivart und Balfour solch' gewichtiges Beweismaterial schon geliefert haben.

Vergleichungen in der Entwicklung der höheren und der niederen Formen sind trotzdem bedeutungsvoll, und vielleicht um so mehr, wenn man die Unterschiede besonders hervorhebt und offen auf sie hinweist. Die Mechanik des Entwicklungsvorganges wird öfter viel leichter durch die logische Verwerthung der Unterschiede der einzelnen Formen erkannt werden können. Die Embryologie büsst ihre Bedeutung zu einem nicht geringen Theile ein, wenn sie ausschliesslich in den starren Dienst der Lehre gestellt wird, dass alles eine Wiederholung sei.

Demgemäss wird im Lauf der nachfolgenden Beschreibung des öfteren auf die Arbeiten Dohrn's (84 und 85), P. Mayer's (85), Rabl's (92) und Mollier's (93) über die Selachier-Flossen zum Zwecke der Vergleichung eingegangen werden. Die Abweichungen in der Entwicklung bei den Teleostiern, welche auf diese Weise zu Tage treten werden, sind nicht unbedeutend; doch fehlen die Zwischenstadien nicht. Es wird also immerhin gezeigt werden können, wie die Veränderungen zu Stande kamen. Denn die unpaaren Flossen erhalten sich eine Menge primitiver Charaktere, die Beckenflosse weniger und von allen Flossen am wenigsten die Brustflosse. Diese entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse stimmen überein mit den Erfahrungen der vergleichenden Anatomie.

Das bedeutsamste Ergebniss des Studiums der Entwicklung der Selachierflossen scheint mir darin gegeben zu sein, dass während Knorpel und Bindegewebe mesenchymatischen Ursprungs sind, die Muskulatur in Form von knospenartigen Auswüchsen von einer beträchtlichen Zahl von Urwirbeln entsteht. Das gilt sowohl für unpaare wie für paarige Flossen. Bei den höheren Wirbelthieren bemerkt man mehrere wichtige Verschiedenheiten in der Entwicklung. Die Zahl der Somiten, die zur Bildung der paarigen Extremitäten beitragen, ist geringer und die doppelte Quelle der Mesodermelemente ist im günstigsten Falle nur undeutlich zu erkennen. Trotzdem haben nach der Entdeckung der Muskelknospen bei den Selachiern alle Embryologen, die sich mit der Entwicklung der Gliedmassen der höheren Wirbelthiere beschäftigt haben, die Muskulatur derselben auch von Auswüchsen der Urwirbel irgend einer Art abgeleitet, wenn sie auch zugaben, dass der Vorgang undeutlicher geworden sei. Paterson (87) bildet

die einzige Ausnahme und seine Anschauungen sind fast allgemein, wenn auch vielleicht mit Unrecht, zurückgewiesen worden.

Man hat bis jetzt nicht hinreichend zufriedenstellend nachweisen können, dass die Auswüchse der Urwirbel, die in der Region der Gliedmassen höherer Wirbelthierembryonen von Zeit zu Zeit beschrieben wurden, wirklich mit den Muskelknospen der Selachier vergleichbar sind. Dies trifft um so mehr zu, als fast alle Beobachter die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur und der Muskeln in der Hypoglossusregion nicht hinreichend berücksichtigt haben. Diese Muskelgruppen werden beide in der That als ventrale Fortsätze der Urwirbel gebildet, die auf Querschnitten leicht mit wirklichen Muskelknospen verwechselt werden können.

Bevor wir daher die Annahme machen, dass die Extremitätenmuskulatur in allen Wirbelthierklassen sich wie bei den Selachiern direkt aus den Urwirbeln entwickeln müsse, wird eine Untersuchung am Platze sein, ob diese Annahme durch unsere augenblickliche Kenntniss embryologischer Vorgänge gerechtfertigt sei. Die Beantwortung der Frage liegt im wesentlichen auf histogenetischem Gebiet und ist so eng mit dem Studium der Differenzirung des Mesoderm verknüpft, dass man es verzeihlich finden wird, wenn ich auf einige allgemeine Ergebnisse auf diesem Gebiete hier eingehe.

In dem Mesoderm pflegt man zweierlei Gewebsarten zu unterscheiden. In den früheren Entwicklungsstadien aber besteht dieses Keimblatt aus Zellen, die ganz epithelial geordnet sind und die ursprüngliche Leibeshöhle nach aussen zu gegen das Ectoderm und nach innen zu gegen den Darm etc. begrenzen. Durch Faltenbildungen und Abschnürungen gehen aus diesen zwei Epithelplatten die Urwirbel, die Urnierencanälchen und die Seitenplatten oder Wandung der definitiven Leibeshöhle hervor. Aus diesem ursprünglich epithelialen Mesoblast entsteht auch die zweite Gewebsart und zwar dadurch, dass an den verschiedensten Stellen einzelne Zellen sich von dem epithelialen Verband loslösen und, indem sie in die Lücken zwischen den einzelnen Organen einwandern, ein embryonales Bindegewebe oder Mesenchym bilden. Somit lässt sich ein epitheliales Mesoderm oder Mesothel und ein bindegewebiges Mesoderm oder Mesenchym unterscheiden.

Nach der Mehrzahl der Beobachter (Rabl 92, Maurer

91 u. 94, u. a.) entstehen alle quergestreiften Muskeln ausschliesslich aus einem scharf begrenzten Theil des ursprünglichen Mesoderm, d. h. aus der medialen Wand der Urwirbel, der Muskelplatte. Nur in dem Kopf ist es nachgewiesen worden (van Wyhe 82, Dohrn 84), dass Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln aus dem Theil des mittleren Keimblattes entstehen, welches den Seitenplatten des Rumpfes entspricht. Im Kopf von Ammocoetes leitet v. Kupffer (94 p. 48) die Muskeln des Mundes sogar aus der inneren Schicht des Ectoderms, der Neurodermis, ab [1]).

Von einigen Beobachtern (Ziegler 88, Kästner 92, Kollmann 93) wird angegeben, dass auch die laterale Wand der Urwirbel, Cutisplatte, wenn auch nur in begrenztem Maasse, an der Muskelbildung sich betheilige. Dem Mesenchym wird aber von allen Seiten die Fähigkeit abgesprochen, sich in quergestreifte Muskeln zu differenziren [2]). Die Muskulatur der Wirbelthiere ist nach diesen Ansichten rein epithelialen Ursprungs. Einige Autoren (Maurer 94) gehen sogar so weit den Nachweis zu versuchen, dass die einzelnen Muskelfaserbündel sich aus Epithelbezirken umbilden, die aus Faltenbildungen der anfänglich einschichtigen Muskelplatte hervorgehen.

Man wird leicht erkennen, dass diese Auffassung von der Differenzirung des Mesoderm eine Consequenz der bekannten Coelomtheorie der Gebrüder Hertwig (82) ist. Mit andern Worten: es ist ein Versuch, das in der Keimblättertheorie enthaltene Princip auf die Faltenbildung des Mesoderm zu übertragen.

Es liegt mir fern, die Bedeutung der eben in Betracht gezogenen Untersuchungen zu verkennen; trotzdem scheint es mir noch nicht hinreichend bewiesen zu sein, dass die Faltenbildung des Mesoderm der Ausdruck einer qualitativen Differenzirung sei, so dass bei gegebener Lagerung aus bestimmten Zellen nur bestimmte Gewebe hervorgehen könnten. Auch steht der Beweis

---

1) In seinem Vortrag vor der Anatomischen Gesellschaft in Basel hält v. Kupffer (95) diese Angaben nicht nur aufrecht, sondern lässt auch andere Muskeln des Kopfes aus dieser Neurodermis, welche er jetzt als Branchiodermis bezeichnet, entstehen.

2) In einigen älteren Arbeiten, wie z. B. in der Entwicklungsgeschichte der Unke, wird angegeben, dass einzelne Muskeln aus dem interstitiellen Bildungsgewebe, wie Goette das Mesenchym bezeichnend nannte, hervorgehen.

noch aus, dass die bei einer Wirbelthierklasse in früheren Stadien beobachtete gewebliche Differenzirung bestimmte Zellgruppen mit Notwendigkeit auf gleiche Weise sich bei allen anderen Klassen vollziehen müsse.

Gerade die Differenzirung in Mesenchym und Mesothelium ist keine absolute, seitdem es sich herausgestellt hat, dass bestimmte Organe bei einer Species durch Faltenbildung aus dem Mesothel, bei einer anderen Species durch Anhäufung mesenchymatischer Zellen gebildet werden.

Auch bei der Entwicklung der Gliedmassen in den höheren Wirbelthierklassen gehen Muskel, Knorpel und Bindegewebe gleichzeitig aus einem nicht epithelialen Blastem hervor, das, soweit unsere Beobachtungsmittel reichen, durchaus gleichartig aufgebaut ist. Man würde nur wenig dadurch gewinnen, wenn man annähme, dass trotz der Gleichartigkeit der Zellen sie dennoch von verschiedenen Quellen abstammen und diese verschiedene Abstammung im Laufe der Gewebebildung wieder deutlich zum Ausdruck brächten. Sicherlich gibt es noch einen anderen mindestens gleich wahrscheinlichen Gesichtspunkt in der Annahme, dass die mesenchymatischen Zellen, die sich vorher aus dem Verbande des epithelialen Mesoderm abgelöst haben, und die Anlage der Extremitäten bilden, zu jener Zeit noch durchaus undifferenzirte Mesodermzellen sind, und dass die verschiedenen Einflüsse, welche ihre Differenzirung späterhin bewirken, erst dann sich geltend machen können, wenn die Zellen ihre endgültige Lage in der Extremitätenanlage eingenommen haben.

Was somit klar gestellt werden muss, ist die Frage: zu welcher Zeit der embryonalen Entwicklung ist für die einzelnen Klassen das Zellenmaterial des Mesoderm in die eine Gruppe für die Muskeln und die andere für Bindegewebe streng geschieden? Kann man mit Sicherheit nachweisen, dass bei allen Wirbelthierklassen die Muskeln der Extremitäten aus Muskelknospen entstehen, so muss man die augenblicklich geläufige Vorstellung annehmen, d. h. dass die Differenzirung schon in einem frühen Stadium sich vollzieht, und dass die embryonale Anlage des ganzen Muskelsystems eine einheitliche ist. Lässt sich dagegen nachweisen, dass die Muskeln der Gliedmassen sich aus Mesenchym entwickeln, so tritt die Differenzirung erst später ein und

es ist nicht länger möglich sich vorzustellen, dass das ganze Muskelsystem aus einer einheitlichen und gleichartigen Anlage entstehe. Dabei muss gleichzeitig betont werden, dass, was für die eine Klasse gelte, nicht unbedingt für die andere zutreffen müsse. Die nachfolgende Darstellung wird sich wesentlich mit der Prüfung der Erscheinungen beschäftigen, welche bei der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung der Knochenfische zur Entscheidung dieser Frage von Belang sind.

Der beschreibende Theil der Arbeit zerfällt dem Titel entsprechend in zwei Capitel. Das erste betrifft die am wenigsten von den primitiven Verhalten bei Selachiern abweichenden unpaaren Flossen. Das zweite hat zwei Abschnitte, von denen der erste die Bauchflosse und der zweite die Brustflosse behandelt. Im Eingang eines jeden Capitels findet man eine kurze anatomische Beschreibung der betreffenden Flosse des erwachsenen Lachses. Ganz neu sind einige der Ermittelungen über die Innervirung der Flossen beim erwachsenen Thiere. Die Beschreibung der Muskeln und soweit es für unsere Zwecke nöthig ist, auch des Skeletes, wurden beigefügt, um auch dem mit diesem Gegenstand weniger Vertrauten nicht unverständlich zu bleiben. So viel ich weiss, gibt es für diese Dinge noch keine leicht zugängliche Darstellung.

Ueber die Methoden der Untersuchung kann ich mich kurz fassen. Eine gesättigte Lösung von Sublimat in fünfprozentiger Essigsäure erwies sich am geeignetsten, die Gewebe für die histologische Untersuchung vorzubereiten. Schöne Färbungen wurden mit Delafield's Hämatoxylin und nachfolgender Behandlung mit Pikrinsäure erzielt. Die untersuchten Serienschnitte waren im allgemeinen 5 μ dick.

Die Altersangaben von Embryonen beziehen sich auf die in fliessendem Wasser bei 8 ^{0} C. ausgebrüteten Eier.

An dieser Stelle seien mir noch einige Bemerkungen persönlicher Natur gestattet. Die Arbeit wurde im anatomischen Institut zu Bonn auf die Anregung und unter Leitung von Prof. M. Nussbaum begonnen. Ich habe sie dann selbstständig im Biologischen Laboratorium der Johns Hopkins-Universität zu Ende geführt. Die Abhandlung lag in einer wenig von der jetzigen abweichenden Form im Mai 1894 vor. Die Hauptresultate sind

zu jener Zeit in einer vorläufigen Mittheilung veröffentlicht worden (Harrison 94, 1). Aeussere Umstände haben die Herausgabe über Gebühr verzögert, wenn auch gerade dadurch die neuere Literatur noch berücksichtigt und die Anatomie des erwachsenen Thieres eingehender studirt werden konnte.

Herrn Prof. Nussbaum statte ich vielen Dank für seine Anregungen und Unterstützungen ab. Ebenso fühle ich mich Herrn Prof. W. K. Brooks verpflichtet, der mit warmem Interesse meinen Arbeiten während meines Aufenthaltes in Baltimore gefolgt ist.

Das Untersuchungsmaterial stellte mir Herr Geheimrath von la Valette St. George in Bonn und Herr Col. Marshall Mc Donald, Commissioner of Fish u. Fisheries in Washington in dankenswerthester Weise zur Verfügung.

Die unpaaren Flossen.

Von den unpaaren Flossen kommen nur die Rückenflossen und die Afterflossen in Betracht. Die Fettflosse enthält keine Muskeln (v. la Valette St. George, 80). Die Schwanzflosse ist so bedeutend verändert, dass sie nicht in den Rahmen der vorliegenden Arbeit hineinfällt. Rücken- und Afterflosse haben im wesentlichen denselben Bau und gleiche Entwicklung, so dass die folgende Beschreibung sich auf beide bezieht.

Anatomisches.

Diese Flossen bestehen aus einer Zahl von Metameren mit ungefähr demselben Bau. Die Zahl ihrer Segmente ist aber etwas variabel. In dem von mir untersuchten Lachs hat die Rückenflosse fünfzehn Segmente; während für gewöhnlich nur vierzehn Segmente gefunden werden. Jedes Segment hat einen Flossenstrahl (Fig. 10 a und 29 *fst.*), der aus zwei Hälften, auf jeder Seite eine, besteht; einen Flossenstrahlträger (*fsttr*) und drei Paar Muskeln, die schräg unter einem Winkel von ca. 45° zur Körperachse verlaufen. Die Strahlen sind beweglich, das Gelenk befindet sich aber nicht direct zwischen ihnen und den Trägern. Die Strahlen sind nämlich an ihrer Basis durch starkes Bindegewebe an eine kleine knorpelige Kugel (*knk*) befestigt und zwischen dieser Kugel und dem Flossenstrahlträger liegt das Gelenk. Die

Muskeln befestigen sich alle nahe der Basis der Strahlen. Die beigegebene Abbildung (Fig. 29) bezieht sich auf die Muskeln des Goldfisches. Beim Lachs ist der Bau im wesentlichen derselbe. Nur sind die einzelnen Muskeln verhältnissmässig länger und schmäler.

Der M. erector (*m.e*) entspringt von zwei Flossenstrahlträgern, d. h. von dem zum betreffenden Strahl gehörigen und von dem nächst folgenden. Wegen der starken Biegung des Trägers an seinem Gelenkende mit caudalwärts gerichteter Concavität erscheint dieser Muskel von der Seite gesehen ganz auf der caudalen Seite des betreffenden Trägers zu liegen. Der Muskel befestigt sich oral an der Basis des Strahles; er ist der stärkste unter den dreien und richtet den Flossenstrahl auf.

Der M. depressor (*m.dep.*) entspringt von einem Flossenstrahlträger und geht zu dem nächsten oral gelegenen Strahl, an dessen Basis er sich an einem caudal gelegenen Fortsatz befestigt. Dieser Muskel bedeckt zum Theil den M. erector und drückt den Flossenstrahl nieder.

Der M. inclinator (*m.inc.*) entspringt von der Haut oralwärts zum zugehörigen Strahl und ziemlich seitlich von der Flosse. Er befestigt sich ein wenig distal von den Ansatzpunkten der beiden anderen Muskeln und neigt, wenn er einseitig wirkt, den Flossenstrahl zur Seite. Er steht an Mächtigkeit hinter den anderen Flossenmuskeln zurück und ist bisher nicht besonders benannt worden, wenn er auch nicht übersehen wurde.

Während der Bau des Flossensegments den eben beschriebenen Typus im allgemeinen aufweist, weichen einige Segmente in gewisser Weise davon ab. Das erste Segment ist sehr klein und unentwickelt. Der Strahl ist kaum zu erkennen und nur ein Muskelpaar, der M. inclinator ist entwickelt. Auch das zweite Segment ist kleiner als die Folgenden. Nur zwei Muskeln — der M. inclinator und erector sind vorhanden. Das dritte bis vierzehnte Segment einschliesslich sind völlig ausgebildet. Das fünfzehnte oder letzte Segment hat zwei Strahlen auf einem Träger. Es finden sich ein kleiner M. inclinator und ein mächtiger M. erector, der mindestens doppelt so stark als bei den anderen Segmenten ist.

Ausser den in der Flosse gelegenen Muskeln sind noch zwei Paare von Muskeln vorhanden, die von aussen an die Flosse

herantreten: die Mm. carinalis anterior und posterior. Beide bestehen aus schlanken Muskelbündeln. Der vordere carinalis zieht von der Occipitalregion zum ersten Flossenstrahlträger hin; der M. carinalis posterior von einem besonderen Fortsatz des letzten Flossenstrahlträgers gegen den Schwanz.

Zwischen dem Skelet der unpaaren Flossen und den Fortsätzen der Wirbelsäule bestehen keine Gelenkverbindungen. Die Zahl der Wirbel in der Flossenregion ist kleiner als die Zahl der Flossensegmente. In dem von mir untersuchten Exemplar von S. salar reichen von den vierzehn Flossenstrahlträgern dreizehn bis dicht an die Dornfortsätze der Wirbelsäule heran. Auf diese dreizehn Träger kommen aber nur zwölf Wirbel.

Die Afterflosse hat für gewöhnlich zehn oder elf Segmente, von denen die vorderen ähnlichen Variationen wie bei der Rückenflosse unterworfen sind.

Die unpaaren Flossen werden von mehreren Rückenmarksnerven, die zu einem reich verzweigten Plexus zusammentreten, innervirt. Ich zählte bei dem beschriebenen Exemplar elf Nervenstämme in der Rückenflosse. Man hat bisher angegeben, dass die zu den unpaaren Flossen tretenden Nerven bei vielen Teleostiern sich mittelst eines entlang der Flosse laufenden Längsstammes vereinigen. So findet man bei Owen (66), M^c. Murrich (84) die Darstellung, dass ein Zweig des R. lateralis vagi oder R. lateralis trigemini bei dem Uebergang der Rückenmarksnerven zu dem genannten Längsstamme als Collector fungire, und dass von diesem N. Collector Zweige zur Flossenwand, zu den Flossenmuskeln und zu den Mm. carinales hinziehen.

Nach der Veröffentlichung meiner vorläufigen Mittheilung habe ich diesen Gegenstand eingehender mit der von Nussbaum (95) mitgetheilten Methode untersucht und gefunden, dass die alten Anschauungen über die Vertheilung der Nerven in den Fischflossen einer gewissen Umänderung zu unterwerfen sind.

Lachs und Forelle sind für diese Untersuchung höchst ungeeignet wegen des stark entwickelten Fettlagers zwischen Haut und Muskeln. Wenn man sich der Mühe unterzieht, das Muskeln und Nerven umhüllende Fettgewebe zu entfernen, so zeigt sich, dass kein Zweig des Vagus vorhanden ist, der dem dorsa-

len Zweige des R. lateralis entspräche, wie man ihn bei mehreren anderen Knochenfischen findet.

Unter den Mm. carinales liegt ein längsverlaufender Nerv, der aber ausschliesslich durch Vereinigung von Rückenmarksnerven gebildet ist. Jeder einzelne Rückenmarksnerv zerfällt nahe dem Muskel in Zweige, von denen einer mit dem nächstgelegenen Zweig des vorhergehenden, der andere mit dem nächstgelegenen Zweig des folgenden Nerven sich vereinigt. Aus dieser längsverlaufenden Arcadenbildung entspringen die Zweige zu den Mm. carinales.

In der Flosse selbst anastomosiren die benachbarten Nerven mit einander; doch war es mir nicht möglich, ein allgemein gültiges Gesetz ihrer Verzweigung festzustellen.

Im Gegensatz zu Lachs und Forelle ist der gewöhnliche Goldfisch (Carassius auratus) ein ungemein günstiges Objekt für die Untersuchung der peripheren markhaltigen Nerven. Der Goldfisch hat nur wenig oder gar kein Fett und der ganze Nervenplexus der Rückenflosse und kopfwärts von ihr. liegt frei zwischen Rumpf- und Flossenmuskulatur, so dass, wenn man die Rumpfmuskulatur zurückklappt, die Osmiumsäure unmittelbar auf die Nerven einwirken kann.

Beim Goldfisch gibt der R. lateralis vagi in der Gegend dicht unter dem Schultergürtel einen mächtigen Zweig ab, der dorsal und caudal sich wendend dicht unter der Haut an der Basis der Rückenflosse verläuft. Unterwegs gibt er reichlich Zweige zu den Hautsinnesorganen.

Der Plexus der Rückenmarksnerven in der Flossengegend ist von einer geradezu überraschenden Schönheit. Diese Nerven treten unter einander durch eine Reihe von Bogen in Verbindung, um von da aus in zahlreiche Aeste zu zerfallen, die einen sehr feinen Plexus oberhalb der Muskeln bilden. Dieser Plexus ist bei verschiedenen Exemplaren verschieden und zeigt auch Abweichungen in den einzelnen Segmenten. Eine Vorstellung von dem im allgemeinen eingehaltenen Verlauf der Nerven versucht Figur 29 zu geben. Jeder Flossenstrahl bekommt einen besonderen Nervenzweig (*n. fst.*), der zwischen den beiden Platten verläuft, aus denen jeder Strahl sich zusammensetzt. Der Eintritt der Muskelnerven (*ne.*) liegt nicht weit von der Mitte jedes einzelnen Muskels nach dem peripheren Ende zu.

Prüft man nun die Beziehungen dieses Nervenplexuses zum R. lateralis vagi, so zeigt sich dass der Vagusast oberflächlicher gelegen ist und dass er im Gegensatz zu den älteren Angaben nicht mit den Rückenmarksnerven anastomosirt. Der R. lateralis gibt Zweige zur Haut der Flossenbasis ab, kann aber in die Flosse selbst nicht weiter verfolgt werden. An dem oralen Ende der Flosse aber ist der Plexus der Rückenmarcksnerven complicirter und hier finden sich einige Anastomosen zwischen Vagus und Rückenmarcksnerven. Die Anastomosen liegen aber alle distal von den aus den Rückenmarksnerven entsprungenen Muskelnerven.

Zur Entscheidung der Frage ob Vagusfasern überhaupt zu Flossenmuskeln herantreten, konnte ein einfaches Experiment am geköpften Fisch angestellt werden.

Nachdem beim Goldfisch und der Carausche Gehirn und Rückenmark zerstört war, wurde der R. lateralis vagi vom oralen gegen das caudale Ende zu in kurzen Abständen mit der Scheere durchschnitten, aber trotz dieser mechanischen Reizung im ganzen Verlauf des Nerven trat in keinem Flossenmuskeln Zuckung auf. Durchschnitt ich in gleicher Weise den zur Rückenflosse ziehenden dorsalen Zweig des R. lateralis vagi, so trat auch in dieser Flosse keine Muskelcontraction ein. Wurden dagegen auf gleicher Weise durch Scheerenschnitte Rückenmarksnerven gereizt, so erfolgten regelmässig Zuckungen der zugehörigen Flossenmuskel.

Es verdient noch besonders bemerkt zu werden, dass die Art der Plexusbildung in den Flossen der Knochenfische ungemein variirt. Es ist daher möglich, dass bei gewissen Species reichlichere Anastomosen zwischen Vagus und Rückenmarksnerven vorhanden sind, als bei den von mir untersuchten Cyprinoiden. Ein genaueres vergleichendes Studium dieser Verhältnisse gehört jedoch nicht hierher. Jedenfalls ist man berechtigt aus den anatomischen und physiologischen Ergebnissen der Untersuchung von Salmo und Carassius zu schliessen, dass der Vagus keinen wesentlichen Antheil an der Plexusbildung der Flossennerven nimmt, und dass er vor allem sich an der Innervation der Flossenmuskulatur nicht betheiligt.

Entwicklungsgeschichte.

Bekanntlich besitzt der Embryo der Teleostier einen Ectoderm-Saum in der Rückenmittellinie, der hinter dem Kopfe beginnt, sich bis zum Schwanz und um denselben fortsetzt, wo er in einen ähnlichen Bauchsaum übergeht, der sich bis zum Dottersack erstreckt. Die unpaaren Flossen entwickeln sich als gesonderte Ausbildungen gewisser Theile dieses Saumes, während die übrigen Theile desselben im Laufe der Entwicklung des Embryos verschwinden.

Dieser unpaare Saum ist im allgemeinen höher entwickelt als bei den Selachiern. Bei den lebendig gebärenden Rochen z. B. ist nach Mayer (85) ein fortlaufender Saum nicht vorhanden, sondern die Flossen entstehen als unabhängige lokale Gebilde. Auch bei den Selachiern ist kein vor dem After liegender Saum vorhanden, ein Umstand, welcher Dohrn — zur Stütze seiner Theorie, dass der unpaare Saum nur das Resultat einer Verschmelzung der zwei Seitensäume sei — zu der Ansicht geführt hat, dass dieser Theil bei den Knochenfischen sekundär erworben ist, und dass er nicht mit den übrigen Theilen des Saumes homodynam ist. Trotzdem zeigt sich der Saum vor dem After in jeder Hinsicht ähnlich den Theilen, welche die unpaaren Flossen verbinden; sogar darin, dass er Hornfäden hat.

Der unpaare Saum entsteht in ungefähr derselben Weise wie der Saum der Brustflosse, wie schon Boyer (92) beschrieben hat. Um die Zeit der Entstehung ist die Epidermis zweischichtig. Die innere Schicht besteht aus grossen, fast cubischen Zellen, die von der äusserst dünnen oberflächlichen Zellenschicht bedeckt werden. Die ersten Spuren der Entwicklung des Saumes zeigen sich darin, dass die Zellen der inneren Schicht sich etwas dichter in der Rückenmittellinie an einander drängen und eine Verdickung dieser Schicht verursachen (Fig. 1). Irgend welche damit Hand in Hand gehenden Veränderungen können in dieser Zeit in der äusseren Schicht nicht beobachtet werden. Bald nach der Entstehung der Verdickung in der inneren Schicht bildet sich allmählich eine Falte (Fig. 2 und 3 *ef.*) an der verdickten Stelle.

Die Stelle, an der man den Rückensaum zuerst erkennen kann, ist in der Mitte der Rückenseite, etwas vor der Gegend

der künftigen Rückenflosse. Von dort dehnt er sich rasch nach vorn und hinten aus. Seine vordere Grenze ist schliesslich in der Gegend des vierten Körpersegmentes, d. h. in der Brustflossengegend gelegen. Der Bauchsaum entsteht, während sich der Embryo von dem Dottersack abhebt.

Der Saum bildet sich bald zu einer scharf ausgeprägten Leiste aus, welche beträchtlich über die Conturen des Körpers hervorragt. Zuerst ist er mit einer einfachen Flüssigkeit oder Gallerte gefüllt, aber bald darauf wandern Mesenchymzellen in ihn hinein und bilden mit ihren verzweigten Fortsätzen ein loses Netzwerk (Fig. 4 *mes.*).

Die ersten Spuren der Flossen sind Verdichtungen dieser Mesenchymzellen in bestimmten Gegenden. Die Verdichtung am Schwanz erscheint zuerst und wird bald von einer ähnlichen begleitet am Rückensaum, die sich vom zwanzigsten bis zum dreissigsten Urwirbel erstreckt. Scharfe Grenzen lassen sich nicht ganz genau bestimmen, da das verdickte Gebiet allmählich in das lockere Gewebe der zwischenliegenden Theile des Saumes übergeht. Diese Verdickung ist die Anlage der Rückenflosse. Etwas später entsteht die Afterflosse [1]) als eine Verdickung des ventralen Saumes, die sich von dem dritten bis zum zehnten Urwirbel unterhalb des Afters, d. h. vom neununddreissigsten bis zum siebenundvierzigsten Körpersegment ausbreitet. Noch etwas später bricht die Anlage der Fettflosse (*ff.*) aus dem Rückensaum hervor. Die relative Lage der verschiedenen Flossen veranschaulicht Fig. 30, obgleich sie ein älteres Stadium darstellt.

Wie diese Zellanhäufungen zu Stande kommen, habe ich nicht genau constatiren können. Um diese Zeit gibt es überall im Mesenchym des Flossensaumes viele Mitosen. Ob sie sich aber hauptsächlich in den künftigen Flossen finden, ist zweifelhaft. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass Bewegungen der Zellen nach bestimmten Gegenden zu stattfinden. Die Flossenanlagen wären demnach als wahre Ansammlungen von Zellen zu betrachten.

Zu der Zeit, wenn die genannten Mesenchymanhäufungen

---

1) Bei der Regenbogenforelle (Salmo irideus) ist das Umgekehrte der Fall, d. h. die Afterflosse eilt in der Entwicklung der Rückenflosse voraus.

stattfinden, weisen die Zellen der Muskelplatte bereits Muskelfibrillen auf (Fig. 4 *my.*). Dorsal, lateral und ventral umgibt die Cutisplatte (*cpl.*), welche aus einer einzelnen Lage Epithelzellen zusammengesetzt ist, die Muskelmasse. Dorsal und ventral sind die Zellen cuboid, während sie lateral gegen das Ectoderm hin abgeplattet sind. Die Muskelzellen der dorsalen und ventralen Kanten der Urwirbel bleiben lange Zeit undifferenzirt und bilden, wie neuere Beobachter betonen, die wachsenden Bestandtheile der Rumpfmuskulatur.

Im Profil ist jedes Myotom >-förmig gestaltet, wobei natürlich die Spitze zum Kopf gerichtet ist. Beim späteren Wachsthum biegen sich die Dorsal- und Ventralenden nach vorn um und nehmen eine Σ-ähnliche Gestalt an, die man beim erwachsenen Fisch leicht constatiren kann.

Bald nachdem die mesenchymatische Anlage der Rückenflosse erschienen ist, findet auf dem vorderen dorsalen Winkel jedes Myotoms der Flossengegend eine Vermehrung des das Myotom umgebenden Epithels statt, so dass dasselbe aus den Dorsalcontouren des Myotoms etwas hervorragt. Diese Hervorragungen sind zuerst stäbchenförmig, aber am äusseren Ende abgerundet und bilden alle solide Fortsätze aus Zellen, die epithelartig gelagert sind (Fig. 5 *mkn.*). Dieses sind die Muskelknospen, die erste Anlage der Muskulatur der Flosse. Von Dohrn (85) sind sie schon erwähnt worden, wenn auch ohne weitere Einzelheiten.

Die Knospen verlängern sich und wachsen dabei weiter in den Flossensaum hinein. Gleichzeitig vermehren sich die die Knospen zusammensetzenden Zellen und zwar besonders an den peripheren Enden derselben, so dass die Zellen nicht mehr ein Epithel bilden. Dabei entsteht am äusseren Ende eine kolbenförmige Verdickung, die durch einen dünneren Stiel mit dem Myotom noch zusammenhängt. In diesem Stadium gleichen die Kerne der Knospen denjenigen der noch nicht differenzirten Muskelzellen am Rande des Myotoms und auch den Mesenchymkernen des Flossensaumes (siehe p. 516). Man kann die Zellgrenzen in den jungen Knospen eben noch wahrnehmen (Fig. 5), während sie später nach und nach ganz verschwinden (Fig. 6).

Bei Uebersichtspräparaten erscheinen die Muskelknospen als zarte Hervorragungen von tiefer gefärbtem Gewebe, die sich von

den Myotomen bis in den Flossensaum erstrecken (Fig. 30 *rf* u. *af*). Diejenigen, welche der Mitte der Flosse angehören, stehen nahezu senkrecht auf der Achse des Körpers, während die anderen einen um so kleineren Winkel mit derselben bilden, je weiter sie nach den Enden zu stehen.

Die Anzahl der Knospen, welche in die Rückenflossenanlage hineinwachsen, ist nicht constant.

In den meisten Fällen (90 %) ist der dreissigste Urwirbel der letzte, welcher eine Muskelknospe abgibt, die wirklich in die Flossenanlage hineinwächst. Es muss aber zugestanden werden, dass in gewissen Fällen es fast unmöglich zu entscheiden ist, ob die betreffende Knospe für die Flossenanlage bestimmt ist. Dies kommt daher, dass ausser den Knospen, die der Flossenregion angehören, es noch andere rudimentär entwickelte Knospen gibt, die von den caudal und cranial von der Flossenanlage liegenden Urwirbeln abstammen. Von diesen wird nachher die Rede sein (siehe p. 522).

Noch schwieriger als die Bestimmung der hintersten Knospe ist die Bestimmung der vordersten Knospe. Doch ist in den meisten Fällen die von dem zwanzigsten Urwirbel abstammende Knospe die vorderste. Somit sind es in der Regel elf Knospen, die in die Anlage der Rückflosse hineingerathen.

Wenn man eine Reihe von Embryonen durchmustert, in den Stadien, wo die Muskelknospen in der Entstehung begriffen sind, so sieht man, dass die Knospen fast gleichzeitig entstehen. Die mittleren Knospen aber eilen den an den beiden Enden der Flosse liegenden etwas in der Entwicklung voraus. Zum Beispiel finde ich bei einem Exemplar Knospen von nur dem zweiundzwanzigsten bis zum achtundzwanzigsten Urwirbel, bei mehreren anderen von dem einundzwanzigsten oder zweiundzwanzigsten bis zum neunundzwanzigsten. Die vorhandenen Knospen sind in diesen Fällen allerdings nicht völlig entwickelt. Die Knospe von dem zwanzigsten Urwirbel scheint noch ziemlich viel später zu wachsen.

Hier haben wir eine interessante Abweichung von dem Befund bei den Selachiern. Bei den letzteren entsteht nach Angaben von P. Mayer (85) die vorderste Knospe zuerst. Dann folgen die anderen, der Reihe nach, bis sie alle da sind.

Auch andere Unterschiede zwischen der Entstehung der

Knospen bei den beiden erwähnten Fischklassen gibt es. Bei den Selachiern wachsen sie entweder aus der Mitte oder dem Ende des Urwirbels heraus, je nach ihrer Lage gegen die Flosse. Jede Knospe theilt sich später in zwei. Dieselbe Convergenz der Knospen, welche eine Zusammenziehung der Flosse andeutet, findet auch hier statt. Nach Mayer's Angaben zu urtheilen, müssen die früheren Entwicklungsstadien der Selachier weniger deutlich ausgeprägt sein und weniger regelmässig als bei den Teleostiern, ein Umstand, der allerdings nicht der allgemeinen Regel in der Entwicklung der beiden Thierreihen entspricht.

Die oben erwähnten rudimentär entwickelten Knospen sind in einer wechselnden Anzahl vorhanden. Von diesen kleineren Knospen oder knospenartigen Hervorragungen der Urwirbelkante habe ich in einem Fall acht hinter dem dreissigsten Urwirbel gefunden. Auch vor der Flossenanlage sind sie vorhanden. Diese nehmen, je weiter sie von der Flosse entfernt sind, an Grösse allmählich ab. In späteren Entwicklungsstadien sind sie gänzlich verschwunden.

Bei der Afterflosse findet eben so wie die Verdickung des Mesenchyms das Wachsthum der Muskelknospen etwas später statt als bei der Rückenflosse. Die Art der Bildung ist eine gleiche, nur dass sie von der ventralen Kante des Myotoms herauswachsen.

Das hinterste Myotom, welches eine Knospe zu dieser Flosse abgibt, ist fast immer das achtundvierzigste. In einem Fall bildete das neunundvierzigste das letzte. Das vorderste Myotom, welches an der Bildung der Flosse theilnimmt, ist nicht so leicht zu bestimmen, und in dieser Hinsicht ist diese Flosse scheinbar noch variabler als die Rückenflosse. Das vorderste ist entweder das neununddreissigste oder vierzigste. Die Zahl von Knospen, die hineinwachsen, würden somit entweder neun oder zehn sein. In meiner vorläufigen Mittheilung habe ich diese Zahl zu klein geschätzt und zwar deshalb, weil die vordersten meistens nicht mehr zu sehen sind; d. h. sie werden von dichtem Mesenchym umgeben, ehe die letzte gebildet ist. Diese letzte scheint nämlich ziemlich viel später zu wachsen. In der Fig. 30 ist sie eben angedeutet, obschon die anderen alle in der Flossenanlage angelangt sind. Wie man aus der Abbildung ersieht, läuft der unpaare Ausmündungsgang der paarigen Wolff'schen Gänge

eben hinter dem After schräg durch den Flossensaum. Die hintere Wand desselben entspricht in allen untersuchten Fällen der Grenze zwischen dem sechsunddreissigsten und siebenunddreissigsten Myotom. Es sind daher zwei oder drei dahinterliegende Myotome, die der Flosse keine Knospen abgeben. Doch bilden diese, wie eben so einige hinter dem achtundvierzigsten Myotom in den meisten Fällen rudimentäre Knospen, die wie in der Rückenflosse verschwinden.

Bei den Selachiern ist die Entwicklung der Muskulatur der Afterflosse eine ganz andere; da, wenn auch nach Mayer Muskelknospen in dieser Gegend gebildet werden, die vorderen nach den paarigen Bauchflossen hin wandern, während die hinteren verkümmern. Die Muskulatur der Afterflosse wird später direkt aus der Ventralkante der Urwirbel gebildet, wo die Zellen noch längere Zeit undifferenzirt bleiben.

Da die Rücken- und Afterflosse sich in derselben Weise entwickeln, so gilt der Rest der Beschreibung für beide. Während der Entstehung der Knospen vermehrt sich das Mesenchym weiterhin, und in Folge dessen werden die Muskelknospen nach und nach weniger scharf umgrenzt. Die Zellgrenzen in den letzteren verschwinden und die embryonalen Muskelmassen sind kaum noch zu unterscheiden als Massen von dichter gelagerten Kernen, die im Cytoplasma liegen, das etwas dichter ist als das übrige. Fortsätze von den Muskelknospenzellen anastomosiren häufig mit denen von Mesenchymzellen, so dass es unmöglich wird, zu unterscheiden wo genau das eine Gewebe aufhört und das andere anfängt (Fig. 6).

Die Unterscheidung zwischen Zellen der Muskelknospen und denen mesenchymatischen Ursprungs wird in diesem Stadium um so mehr schwierig, als auch kein charakterisirender Unterschied zwischen den Kernen besteht. Im Muskelgewebe des Myotoms findet man aber die eigenthümlichen Kerne, die schon von Rabl (89 p. 242) und anderen beschrieben wurden. Hier sind die Kerne schon verlängert in der Richtung des Verlaufs der Muskelfasern. Die Eigenthümlichkeit besteht darin, dass das Chromatin meistens in einem langen, stäbchenförmigen Körper gesammelt ist, der im Querschnitt einem Kernkörperchen sehr ähnelt. In den undifferenzirten Gegenden, also an der Dorsal- und Ventralurwirbelkante findet man Kerne, die meistens

ohne diese Eigenthümlichkeit sind. Auch in der Mitte des Muskelgewebes findet man viele solche; sogar so viele, dass man sie nicht alle als Bindegewebskerne auffassen kann. Anderseits findet man im Mesenchym gelegentlich Kerne, die einen stäbchenartigen Chromatinkörper besitzen. Aus der Gestaltung der Kerne kann man also ihren Ursprung nicht erschliessen. Es ist nur richtig, dass mit fortschreitender Differenzirung die Muskelkerne der Flossenmuskulatur sich vor den übrigen Kernen auszeichnen (vergl. Fig. 27 und 28).

Die Knospenstiele verschwinden als solche vollständig, wenn auch die äusseren (lateralen) Zellen der Stiele noch einige Zeit lang unverändert und im Zusammenhang mit dem Cutisblatt bleiben (Fig. 6 *kst.*). Von ihrer Entstehung an liegen die Muskelknospen dicht an der Basalmembran des Ectoderms, obgleich in späteren Stadien Mesenchymzellen zwischen den Stiel und die Membran einwandern. Da die intermuskularen Septen der beiderseitigen Myotome einander gerade gegenüberliegen, stehen die Knospen beider Seiten sich ebenfalls gegenüber. Wenn nun sie an Grösse zunehmen, verursachen sie eine bedeutende Hervorwölbung des Ectoderms. Der Druck plattet auch die Knospen etwas ab, so dass sie auf Querschnitten elliptisch aussehen. Während dieser Veränderung findet in den Muskelknospen selbst eine sehr rege Zelltheilung statt.

Eine grössere Anhäufung von Cytoplasma findet sich um die Kerne der mittleren grösseren Hälfte jeder Knospe herum. Jede dieser Massen wächst dann nach dem Körper zu und auch dabei etwas nach vorn und nach der Mittelkörperebene zu; sie nimmt dabei eine ovale Form an. Die Zellkerne verlängern sich in der Richtung der längeren Achse der Zellmassen; der erste Schritt zur Differenzirung in Muskelgewebe ist damit gemacht. Es sei im Voraus bemerkt, dass diese Zellanhäufungen, die direkt aus den Muskelknospen hervorgehen, die Anlagen der Mm. erectores sind. Der übrige Theil jeder Knospe nämlich, der, welcher noch in Berührung mit dem Ectoderm geblieben war, bleibt nicht lange unverändert. Horizontale Schnitte durch die Flosse in diesem Stadium (Fig. 8) schneiden die embryonalen Muskeln quer durch. Sie zeigen, dass das Mesenchym, welches an das Ectoderm angrenzt, eben so dicht ist zwischen zwei nebeneinanderliegenden Knospen (*m. dep.*) wie neben denselben (*m. inc.*), so dass von diesem Zeit-

punkt an man nicht mehr unterscheiden kann zwischen den Kernen, die sich vom Mesenchym und solchen, die sich von den Muskelknospen ableiten; ausgenommen natürlich bei den embryonalen Muskelmassen, aus denen die Mm. erectores hervorgehen.

Die Vorwölbungen des Ectoderms treten in Folge des Wachsthums der Muskelmassen immer deutlicher hervor und sehen an der Oberfläche wie recht kurze parallele Leisten aus, die an den Kanten abgerundet, und in einer zur Körperachse senkrechten Ebene etwas geneigt verlaufen. Sie ragen an der Oberfläche nicht so hervor wie an der Basalmembran, da ja das Ectoderm der Furchen etwas verdickt ist. In der Mittelebene der Flosse erscheinen in dieser Zeit die Anlagen der Flossenstrahlträger als Anhäufungen von Zellen, die mit den Anlagen der Mm. erectores abwechseln. Die Kerne sind hier schwach abgeplattet von oben nach unten und sind im Querschnitt so gelagert, als ob sie sich um ein Centrum drehten (Fig. 8 *fsttr.*). Das Cytoplasma wird dichter, und schliesslich bildet sich eine hyaline Substanz um jede Zelle. Der Vorgang der Verknorpelung beginnt in der Horizontalebene der Mitte der Muskelanlagen und breitet sich vor dort aus. Zunächst erscheinen die Knorpel in der Mitte der Flosse; die anderen folgen kurz darauf der Reihe nach bis zu den Enden der Flossen. Elf Knorpel entstehen aber beinahe gleichzeitig, von denen der vorderste vor dem ersten Muskelknospenpaar liegt, der hinterste zwischen dem vorletzten und letzten. In den allerersten Stadien sind die Strahlenträger kurze Stäbchen, die parallel zu den Achsen der Mm. erectores liegen und deswegen nicht ganz senkrecht zur Körperachse stehen. Kurz nach ihrer Entstehung werden sie meistens leise S-förmig gebogen, wie in Sagittalschnitten leicht nachzuweisen ist (Fig. 31 *fsttr.*). Peripher zu den Muskel- und Strahlenträgeranlagen bildet das Mesenchym schon in diesem Stadium eine deutlich wahrnehmbare Cutis, die nach der Peripherie der Flosse zu dünner wird. Diese Mesenchymzellen sind die Mutterzellen der Flossenstrahlen und der Hornfäden (Fig. 7 *skbl.*).

Von der Zeit des Entstehens der Muskelknospen bis zum Erscheinen der vorknorpeligen Anlagen der Flossenstrahlträger ist, wie aus der hervorgehenden Beschreibung zu schliessen ist, eine Tendenz zur Vermischung aller primär zu unterscheidenden

Zellmassen in der Flosse, so dass Zellen des Mesenchyms sich mit denen von den Urwirbeln mischen. Mit dem Erscheinen der Flossenstrahlträger greift eine entgegengesetzte Tendenz Platz, indem sich verschiedene Zellmassen allmählich von einander abgrenzen als Vorboten der Differenzirung in die verschiedenen Gebilde der ausgebildeten Flosse. Nichtsdestoweniger kann man sie noch durch diese dichten und wenig durchsichtigen Theile hindurch, bis sie zu einer einzelnen Muskelmasse, die Anlage des M. erector, zusammentreten, genügend verfolgen. Sieht man von der Entstehungsgeschichte dieses Muskels ab, so kann man für alle übrigen Bestandtheile der Flosse keine bestimmte Beziehung zwischen der Ursprungsquelle der Zellen und ihrer schliesslichen Gestaltung nachweisen. Die Differenzirung der einzelnen Zellmassen geht schrittweise vor sich, aber eine lange Zeit hindurch und bis weit in das embryonale Leben hinein existirt noch keine scharfe Grenze zwischen den verschiedenen Gebilden. Wo zwei Arten von Geweben sich treffen, bleiben embryonale Zellen als solche noch erhalten und bilden einen schrittweisen Uebergang von einem zu dem anderen. Die Fortsätze der Mesenchymzellen anastomosiren noch mit ähnlichen der Muskelzellen und die Zellen, die an der Peripherie der Flossenstrahlträger liegen, können nicht von dem angrenzenden Bindegewebe unterschieden werden. Fig. 9, welche nach einem vorgeschrittenen Stadium gezeichnet ist, zeigt die wichtigen Anhäufungen, die zuerst Platz greifen; sie stellt horizontale Schnitte durch die Dorsalflosse dar. Dicht an den Hervorwölbungen im Ectoderm sind die Muskelanlagen, die sich aus den Muskelknospen direkt entwickelt haben (*m. er.*). Zwischen ihnen und dem Ectoderm liegen die Zellen lockerer, besonders in den jüngeren Stadien. Aber bei Schnitten, die mehr nach der Peripherie der Flosse zu gemacht wurden, bilden die Kerne mit dem umgebenden Cytoplasma eine compactere, oben erwähnte Masse, die Anlage des M. inclinator (*m. inc.*).

Bei den Einschnürungsstellen d. h. zwischen den knorpeligen Flossenstrahlträgern und dem Ectoderm sind andere Kernansammlungen, die Anlagen der Mm. depressores (*m. dep.*). Die Zwischenräume zwischen allen diesen Zellhaufen sind noch mit undifferenzirtem Mesenchym gefüllt, das indess in älteren Stadien weniger dicht ist als in jüngeren.

Spätere Stadien zeigen, dass die Zellhaufen (*m. inc.*) centripetal wachsen (Fig. 7). Diejenigen Zellen, welche bei den knorpeligen Strahlenträgern liegen, ordnen sich inzwischen zu deutlichen Strängen von noch ziemlich lose mit einander verbundenen Zellen parallel zu dem Strahlenträger und zeigen Spuren von Differenzirung in Muskeln. Diese lateralen und oberflächlichen Muskeln, die man wohl von den tieferliegenden, von den Muskelknospen abstammenden Erectores zu unterscheiden hat, sind natürlich etwas fest mit einander verbunden, namentlich an ihren äusseren Enden. Später trennt sich jeder Muskel (*m.dep.*), welcher bei dem knorpeligen Strahlträger liegt, von dem nächstfolgenden Muskel (*m.inc.*) und bleibt an seinem äusseren Ende allein mit dem nächst vorhergehenden verbunden, welch' letzterer an diesem Punkt eng mit dem entsprechenden tieferliegenden Muskel (*m. er.*) zusammenhängt. Alle diese drei Muskelpaare bilden somit eine Gruppe und bleiben mit dem nächst vorderen Strahlenträger eng verbunden. Die punktirten Linien in Fig. 9 schliessen Strahlenträger und zugehörige Muskeln ein.

Wenn die Flossenstrahlen entstehen, so kann man an Uebersichtspräparaten ihre Mutterzellen als tiefer gefärbte Streifen der Cutis erkennen (Fig. 31, *fst*). Diese Streifen erstrecken sich bei jedem Flossensegment vom äussersten Ende der Erectores nach der Peripherie der Flosse zu. Sie sind parallel und ihre Achsen stehen mehr senkrecht auf der Körperachse, als die Muskeln, mit welchen sie verbunden sind. Hier ist kein scharfer Unterschied zwischen den Zellen der beiden Gebilde (Fig. 7 *x*).

Die Metamerie der unpaaren Flossen, welche zuerst nur durch die Muskelknospen angedeutet war, ist in diesem späteren Stadium durch alle Bestandtheile erwiesen, die eben beschrieben wurden. Ein knorpeliger Flossenstrahlträger, an dessen peripherem Ende ein Paar Flossenstrahlen liegen, bestimmt im Verein mit drei Paar Muskeln jedes Segment. Schon in diesem Stadium, wie beim erwachsenen Thiere, sind die Flossenstrahlträger die einzigen unpaaren Gebilde. Sie hängen in der Mittellime durch ein loses Gewebe zusammen, in welchem die Kerne stark in der Richtung der Körperachse verlängert sind und das sich nachher zu fibrillarem Bindegewebe differenzirt (Fig. 8 und 9).

Da das zwischenliegende Mesenchym immer weniger dicht wird, heben sich die einzelnen Muskeln und Skeletbestandtheile

immer deutlicher von einander ab, ausser an der Ansatzstelle. Hier wird das Gewebe fibrös und bildet die Sehnen (Fig. 10 a). Bei der weiteren Entwicklung wachsen die Muskeln centripetal, ebenso wie die Flossenstrahlträger, während die Flossenstrahlen in entgegengesetzter Richtung wachsen. Die Mm. inclinatores bleiben bei dem centripetalen Wachsthum dicht an der Epidermis. Die zwei andern Muskeln liegen tiefer, dicht bei den Flossenstrahlträgern und wachsen nach der Wirbelsäule zu zwischen die zwei seitlichen Rumpfmuskeln (Fig. 10 a *my.*). Spätere Aenderungen bestehen hauptsächlich in weiteren Differenzirungen der verschiedenen Gewebe. Die knorpeligen Flossenstrahlträger, die zuerst (Fig. 31) nahezu senkrecht zur Körperachse verlaufen, werden viel schräger und werden etwas gebogen, so dass die convexe Seite der Krümmung nach vorne liegt, während hingegen ihr äusseres Ende sich verlängert und stark nach hinten gerichtet ist (Fig. 10 *fsttr.*). Schliesslich bildet sich aus dem undifferenzirten Gewebe am Ende jedes Flossenstrahlträgers ein kleiner kugelförmiger Knorpel (Fig. 10 und 10 a *knk.*), mit dem sich der Flossenstrahl eng verbindet. Jedes Flossenstrahlpaar umgreift die knorpelige Kugel mit ihrem centralen Ende, welches zu einem kurzen und beinahe horizontalen Fortsatz umgebogen ist, und die zwei Gebilde vereinigen sich vollständig vermittelst eines starken Bindegewebes. Die Art und Weise des Ansatzes jedes dieser drei Paare von Muskeln wird nun klar. Der aus der Muskelknospe stammende M. erector liegt vor dem Drehpunkt des knorpeligen Kügelchen, so dass bei der Contraction der Flossenstrahl sich aufrichtet. Die andern zwei Muskeln sind hinter dem Drehpunkt angebracht.

Die obige Beschreibung bezieht sich auf zehn oder elf Segmente der Rückenflosse und sieben der Afterflosse. Bei dem erwachsenen Lachs hat aber die Rückenflosse vierzehn oder fünfzehn Segmente und die Afterflosse zehn. Das letzte Segment und mehrere von der vorderen dieser beiden Flossen entwickeln sich in anderer Weise als die mittleren und zwar etwas später im Embryonalleben. Doch schliesslich, d. h. beim erwachsenen Thier, wird von den vorderen Segmenten dieselbe Anordnung der Bestandtheile erreicht, wie bei den mittleren Segmenten, wenn auch das allererste und das zweite Segment auf einer mehr oder weniger rudimentären Stufe stehen bleiben. Um die Ent-

wicklung dieser sekundär gebildeten Segmente zu beschreiben, wird es nöthig sein, auf ein Entwicklungsstadium zurückzugehen, wo die Flossenstrahlenträger und Muskeln der mittleren Segmente zuerst hervortreten.

Uebersichtspräparate von Embryonalflossen in dem Stadium, das in Figur 31 dargestellt ist, und auch von etwas früheren Stadien, zeigen an jedem Ende der Flosse einen tiefer gefärbten Bezirk von ziemlich unregelmässiger Gestalt, welche sich weiter als die Muskelknospen nach der Peripherie der Flosse hin erstreckt (*v.*- und *h. mes. ver.*). Schnitte lehren, dass sie paarige Verdickungen des Mesenchyms sind, das direkt unter dem Ectoderm liegt und dass sie mithin als nichts anderes als verdickte Theile der Cutis erscheinen (Fig. 9). Die rudimentären Muskelknospen, welche in früheren Stadien leicht in diesen Gegenden unterschieden werden konnten, sind jetzt nicht mehr zu sehen. Man kann aber nicht behaupten, dass sie sich von ihren Myotomen abgeschnürt hätten und in die erwähnten Mesenchymverdickungen gewandert wären. Jedenfalls sprechen alle meine Beobachtungen entschieden dagegen. Ihr Verschwinden hat aller Wahrscheinlichkeit nach seinen Grund im Wachsthum der Myotome, das in dieser Periode schnell erfolgt, so dass die rudimentären Knospen, um mich so auszudrücken, überholt werden von dem übrigen Theil der Myotomkanten und auf diese Weise vollständig überwachsen sind.

In die am hinteren Ende der Flosse gelegene Zellmasse gelangt ohne Zweifel eine Muskelknospe und zwar diejenige, die von dem dreissigsten Myotom abstammt (Fig. 30). Diese Knospe verläuft sehr schräg, um die Flosse zu erreichen und bleibt übrigens, durch einen verhältnissmässig langen Stiel verbunden, viel länger in Zusammenhang mit ihrem Myotom, als die anderen Knospen. Sie ist aber nicht so kräftig entwickelt, wie die anderen Knospen der Flosse und ehe die Differenzirung im Muskelgewebe angefangen hat, ist sie als Zellmasse vollständig verschwunden. Das umgebende Mesenchym wird nämlich so stark entwickelt, dass es eben so dicht wie das Gewebe der Muskelknospe erscheint.

Aus dieser mesenchymatischen Masse, in der also eine Muskelknospe verborgen liegt, bilden sich auf jeder Seite der Flosse zwei Muskeln, die den Erectores und den Inclinatores

homodynam sind. Ein frühes Stadium dieser Entwicklung ist in der Fig. 9 dargestellt.

Die Mm. erectores, sowie die knorpeligen Flossenstrahlträger der anderen Flossensegmente sind in diesem Stadium schon deutlich abgegrenzt. Der letzte von diesen Knorpelstücken liegt eben vor den Mesenchymverdickungen. Diese Verdickung verursacht, wie die anderen Erectorenanlagen eine ausgesprochene Vorwölbung in dem Ectoderm; aber nach dem Schwanz zu geht sie allmählich dünner werdend in die Cutis des Flossensaumes über.

In dem vorderen medialen Theil dieser Mesenchymmasse kommen die ersten Spuren des M. erector zum Vorschein und zwar so, dass die Entwicklung von der der übrigen Erectores wenig abweicht. Fast die ganze Zellenmasse wird aber allmählich in die Anlage dieses Muskels hineingezogen, so dass er sich durch seine bedeutende Grösse von den anderen Erectores schon im Embryonalstadium, wie auch beim erwachsenen Thier auszeichnet. In diesem Fall ist also die Beziehung zwischen Muskelknospe und M. erector nicht so genau zu verfolgen wie bei den mittleren Flossensegmenten. Die hier gelegene Muskelknospe ist aber zweifelsohne als der Kern dieser Muskelanlage zu betrachten. Da aber der Muskel schliesslich so gross wird, und das Mesenchym allmählich aufgebraucht wird, ist es wahrscheinlich, dass an seiner Bildung auch das Mesenchym theilgenommen hat.

Aus einigen Zellen, die zwischen der Anlage des M. erector und dem Ectoderm liegen, entwickelt sich ein M. inclinator, gerade wie diejenigen, die den anderen Flossensegmenten angehören. Hinter dieser Muskelanlage bildet sich aber kein M. depressor indem dieses Segment zeitlebens davon frei bleibt. Aus dem peripheren Theil der Mesenchymmasse gehen zwei Paare von Flossenstrahlen hervor und auch beim erwachsenen Thier trägt der letzte Strahlenträger diese beiden Strahlen.

Am vorderen Ende der Rückenflosse entstehen nach und nach noch drei Segmente. Ebenso wie die Muskeln des hintersten Flossensegments aus der dort liegenden Mesenchymmasse entstanden, so entstehen aus der am vorderen Ende der Flosse liegenden Masse die vordersten Segmente.

Die Zusammensetzung dieser vorderen Zellmassen ist in

den meisten Fällen nicht schwer zu bestimmen. Wie oben erwähnt, ist das zwanzigste Myotom das erste, das eine Knospe liefert, die wirklich in die Flosse hineinwächst. Diese Knospe entwickelt sich mit den anderen, und zwar in derselben Weise. In zwei Fällen aber war es mit Sicherheit nachzuweisen, dass das neunzehnte auch eine Knospe abgab. In diesen Fällen waren also zwölf Knospen vorhanden (Fig. 30). In zwei anderen Fällen war eine kleinere Knospe vom neunzehnten Myotom vorhanden, aber es war zweifelhaft, ob sie die Flosse erreichen würde. Diese vier Embryonen sind als Ausnahmen zu betrachten, die die grosse Variabilität der Entwicklung beweisen. In allen anderen Exemplaren, die beobachtet wurden, war nur eine ganz kleine oder gar keine Knospe vor dem zwanzigsten Körpersegment vorhanden, sei es in früheren oder auch in späteren Stadien. Es ist aus diesen Beobachtungen zu schliessen, dass die vordersten Mesenchymverdickungen ihren Ursprung lediglich einer Wucherung des Mesenchyms verdanken und nicht dem Vorhandensein von Muskelknospen.

Noch eine Möglichkeit giebt es zu bedenken, nämlich dass die Zellen in dieser Verdickung, aus denen die Muskeln hervorgehen, von dem nebenanliegenden M. erector herauswandern (Fig. 9). Obgleich ich natürlich einen solchen Vorgang nicht für ganz ausgeschlossen halten kann, spricht jedenfalls keine Beobachtung dafür. Denn die nächstgelegene Muskelknospe entwickelt sich ebenso wie die anderen bis zu einem M. erector, ohne dass sie sich merklich vergrössert, um Zellen an das nebenanliegende Gewebe abzugeben. Auch findet in dieser verdickten Stelle des Mesenchyms eine sehr rege Kerntheilung statt, so dass die Zellen jedenfalls zum grössten Theil an Ort und Stelle sich selbst vermehren. Immerhin könnte eine Wanderung von Zellen aus den Muskelknospen geschehen, denn die Entwicklung der Muskeln der sekundären Flossensegmente geht sehr langsam vor sich. Während dieser Zeit können natürlich langsame Wanderungen der Zellen nach jeder Richtung hin stattfinden, aber sich so langsam abspielen, dass sie jeder Beobachtung entgehen. Eins ist aber sicher. Es finden sich hier keine Muskelknospen mit Zellen in Epithelform. Dieser Theil der Flossenmuskulatur entwickelt sich somit aus Zellen, welche wenigstens der Form nach mesenchymatisch sind. Die Einzelheiten dieser Entwicklungsvorgänge mögen jetzt folgen.

Wie oben erwähnt, erscheinen fast gleichzeitig die Anlagen von elf Strahlenträgern, wie man leicht sowohl an Uebersichtspräparaten als an Sagittal- und Frontalschnitten nachweisen kann. Bei Embryonen, die wenige Tage älter sind, findet man auch in einigen Fällen elf knorpelige Flossenstrahlenträger resp. Segmente; doch hat die Mehrzahl dieser Embryonen meistens schon zwölf Knorpel entwickelt (Fig. 31). Der vorderste Knorpel ist in diesen Fällen oft kaum erkennbar als ein dunkler Streifen von Zellen, der sich aus der Mesenchymmasse hervorhebt. Das jüngste Exemplar mit dreizehn korpeligen Anlagen war vier Tage älter als die vorigen, und an hundert Tage alten waren in allen Fällen dreizehn entwickelt. Hier war wieder das vorderste Stück oft nur angedeutet (Fig. 9). Erst am hundert und dreizehnten Tag fand ich ein Exemplar mit vierzehn Knorpeln und Segmenten, das also in dieser Hinsicht den erwachsenen Zustand erreicht hatte. In späteren Stadien hatten alle Embryonen diese Zahl von Segmenten.

Den Zeitraum genau zu bestimmen, in welchem diese Entwicklungsvorgänge sich abspielen, ist nicht möglich; da die Thiere in der Schnelligkeit der Entwicklung sehr stark variiren. Das jüngste Exemplar mit elf Segmenten war vierundsiebzig Tage alt; das jüngste mit vierzehn war hundertdreizehn Tage, also neununddreissig Tage älter als das jüngste Thier, wo die elf ursprünglichen Strahlenträger nachzuweisen waren.

Da in einigen Fällen in ganz jungen Embryonen zwölf Knorpel vorhanden waren, so halte ich es für wahrscheinlich, dass hier zwölf Muskelknospen in die Flosse hinein gewuchert waren. In keinem Fall wurde es beobachtet, wie ich noch einmal betonen möchte, dass mehr als zwölf Knospen völlig ausgebildet wurden, so dass, wenn auch nicht immer drei, doch niemals weniger als zwei, sozusagen sekundäre Segmente der Rückenflosse aus den Mesenchymmassen entstehen.

In der Afterflosse sind ähnliche Vorgänge zu beobachten, wie in der Rückenflosse. Doch kann man nicht nachweisen, dass die vordere Mesenchymmasse knospenfrei bleibt. Im Gegengentheil es ist anzunehmen, dass mindestens eine dort versteckt liegt, denn gewöhnlich erreichen neun Knospen die Flossenanlage (Fig. 30 *a f.*) und wenn sie sich differenziren und die knorpeligen Strahlenträger erscheinen, sind nur acht Segmente vorhanden. Wie oben erwähnt wurde, sind auch die rudimentären Knospen

dieser Gegend sehr variabel und bei manchen Exemplaren sah es aus, als wenn auch gelegentlich zehn, Knospen in die Flosse gelangen würden. Nach der Einwanderung verschwinden die vorderen Knospen bald und so weit unsere Untersuchungsmethoden ausreichen, sind sie dann nicht weiter von den Zellen des Mesenchyms zu unterscheiden.

Aus diesen Massen entstehen nach und nach die drei sekundär gebildeten Segmente, die ausser den acht primären der Afterflosse noch zukommen. Die definitive Anzahl wird bedeutend eher von dieser als von der Rückenflosse erreicht. Während sie sich entwickeln, wird der Raum zwischen der äusseren Oeffnung des Wolff'schen Ganges und dem vorderen Ende der Flosse allmählich ausgefüllt, so dass beim erwachsenen Fisch der vordere Strahl dieser Flosse dicht hinter dem After gelegen ist.

Was nun die Einzelheiten der Entwicklung dieser sekundären Segmente betrifft, so kann man sie am leichtesten an Frontalserienschnitten studiren (Fig. 9). In der abgebildeten Flosse finden sich schon zwölf deutlich differenzirte Flossenstrahlträger. Da aber der Entwicklungsgrad der Flosse sonst so gering ist, ist daraus zu schliessen, dass dieses einer von den Fällen ist, wo zwölf Muskelknospen ursprünglich in der Flossenanlage vorhanden waren. Den im ersten Stadium der Entwicklung sich befindenden dreizehnten Flossenstrahlträger findet man als eine Gewebsmasse, die sich eben von dem umgebenden Mesenchym hervorhebt, und in der die Verknorpelungsvorgänge noch nicht begonnen haben. Dieser liegt quer durchschnitten, wie die anderen Strahlenträger in der Sagittalebene der Flosse und zwar ungefähr ebensoweit von dem nächst hintenliegenden Stück entfernt, wie die übrigen Stücke von einander liegen. Wie spätere Stadien zeigen, wird nun derjenige Theil von der Mesenchymverdickung (Fig. 9), der zwischen dem neu entstandenen und dem nächst nach hinten liegenden Flossenstrahle liegt, allmählich abgeschnürt. Aus dem medialen Theil dieser dann ziemlich deutlich abgegrenzten Zellmasse entsteht ein M. erector, indem die Zellen sich allmählich in Muskelgewebe differenziren und nach dem Körper zu wachsen. Die Abtrennung und Differenzirung der anderen zwei Muskeln geht Hand in Hand damit. Wenn sich nun noch die Flossenstrahlen in ihrer gewöhnlichen

Weise von dem peripheren Theile der mesenchymatischen Massen her entwickeln, dann ist das neue Segment der Flosse fertig.

In ähnlicher Weise bilden sich nachher die verschiedenen Bestandtheile eines neuen Segments und dieser Vorgang wird wiederholt, bis die volle Zahl von Segmenten vorhanden ist. Nur entwickelt sich jedes neue Segment etwas langsamer als das vorhergehende und auch, wie die Befunde beim erwachsenen Fisch zeigen, werden die zwei vordersten nicht ganz ausgebildet. Dieser Umstand ist nicht ganz ohne Interesse, denn er zeigt, dass je jünger der Embryo, desto schneller und vollständiger sich die verschiedenen Gebilde aus dem Mesenchym heraus differenziren. Die Parallele zwischen diesen Vorgängen und der Verringerung des Regenerationsvermögens bei fortschreitender Entwicklung (M. Nussbaum 94, 2) ist eine auffallende.

Ueber die Entwicklung der Nerven in den unpaaren Flossen, vermag ich nichts Wesentliches anzugeben. Mit Hülfe der gewöhnlichen embryologischen Methoden sind die Einzelheiten der Entwicklung nicht ausfindig zu machen. Die ersten Spuren von Nervenfasern, die ich in diesen Flossen habe nachweisen können, sind in Embryonen von ungefähr achtzig Tage vorhanden. Dasselbe Stadium ist in Figur 7 abgebildet. Die Mm. erectores sind um diese Zeit noch nicht weit in der Entwicklung vorgeschritten.

Hier kann man den dorsalen Ast eines jeden Rückenmarknerven verfolgen, bis er einen Zweig zum Myotom abgiebt und dann in die Flossenanlage eintritt, wo er verschwindet. Bei viel älteren Embryonen z. B. von hundertundzwanzig Tagen waren Uebersichtspräparate von der isolirten Flosse leicht anzufertigen und zeigten einen schon complicirten Plexus. Die Aeste der verschiedenen Rückenmarksnerven anastomosiren häufig mit einander. Der erwachsene Zustand ist also schon vorhanden.

Nach der Vollendung der oben beschriebenen Vorgänge erreicht die Flosse wesentlich den Zustand, den sie beim erwachsenen Thiere aufweist. Die späteren Aenderungen bestehen hauptsächlich in dem weiteren Wachsthum der einzelnen Bestandtheile und der weiteren Differenzirung des Gewebes.

Das Wachsthum der freien Flosse wird fast ausschliesslich veranlasst durch Wachsthum an dem peripheren Ende der Flossenstrahlen (Harrison 93). Das knorpelige Skelet und die Muskeln

wachsen nach der Wirbelsäule zu. In Folge des Wachsthums der Rumpfmuskulatur sowohl wie des Wachsthums der Flossenmuskeln und Knorpel nach der Wirbelsäule zu, dringen allmählich fast das ganze Knorpelskelet, und die davon entspringenden Muskeln zwischen die zwei lateralen Muskelmassen der Rumpfmuskulatur ein. So wird schliesslich beim erwachsenen Thiere die zuerst frei gelegene Basis der Flosse gänzlich eingehüllt (vergl. Fig. 2, 6a und 10a).

Obgleich die Flossenstrahlträger nach der Wirbelsäule zu wachsen, wie oben beschrieben wurde, verbinden sie sich nicht fest mit den Neuralfortsätzen (bei der Rückenflosse) oder mit den Hämalfortsätzen (bei der Afterflosse) der Wirbel. Aus der Entwicklungsgeschichte der Strahlenträger, ersieht man dann, dass sie ganz unabhängig von der Wirbelsäule entstehen und dass sie erst sekundär an diese heranwachsen. Der Befund bei dem Knochenfisch bestätigt also die Entdeckung Dohrn's (84) eines ähnlichen Vorganges bei den Selachiern. Diese Entdeckung zeigte bekanntlich, wie die alte Ansicht, dass nämlich die knorpeligen Flossenstrahlen bei den Selachiern resp. Flossenstrahlträger bei den Teleostiern von den Dorn- und Hämalfortsätzen abgetrennt werden, nunmehr aufgegeben werden muss.

Zusammenfassung.

Die mesodermalen Gebilde der unpaaren Flossen gehen aus zwei verschiedenen Quellen hervor.

Das Mesenchym wandert hauptsächlich aus dem Sklerotom in die Flosse ein.

Die Muskelknospen sprossen von den Urwirbeln hervor. In den früheren Entwicklungsstadien sind diese zwei Gewebsarten leicht von einander zu unterscheiden, später vermehrt sich das Mesenchymgewebe so stark, dass die Umrisse der Muskelknospen fasst verwischt werden und Protoplasmafortsätze beider Zellenarten mit einander anastomosiren.

Aus jeder Muskelknospe entwickelt sich ein einziger Muskel — der M. erector.

Die anderen zwei Muskeln jedes Flossensegmentes so wie die Skelettheile entwickeln sich in gewissen Lagebeziehungen zu den aus den Muskelknospen hervorgehenden Muskeln. In wie fern sie aus Mesenchymzellen oder aus Muskelknospenzellen be-

stehen, ist nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Die Zellen, aus denen die Muskeln hervorgehen, sind jedenfalls in gewissen Stadien der Form nach mesenchymatisch.

Die Muskeln der vordersten Segmente entwickeln sich aus einer einheitlichen mesenchymatischen Gewebsmasse, die unter der Haut vor den Muskelknospen liegt. Muskelknospen waren mit den pag. 524 angegebenen Ausnahmen in diesen Zellmassen nicht nachzuweisen. Die Metamerie des vorderen Theiles der Flosse ist somit sekundär und nicht auf Muskelknospen zurückzuführen.

Innervirt wird diese Flosse durch Aeste der Rückenmarksnerven der Flossengegend. Diese Aeste anastomosiren unter einander und bilden einen Plexus. Beim Lachs tritt der N. lat. vagi an die Flosse nicht heran. Ein Ast vom Vagus ist beim Goldfisch vorhanden. Er anastomosirt mit den Rückenmarksnerven nur in der Gegend des ersten Flossenstrahles und auch hier peripher von der Abzweigungstelle der Aeste der Rückenmarksnerven, die die Muskeln innerviren. Aus dem anatomischen Verhalten sowie aus Reizversuchen ist zu schliessen, dass der an die Flosse gelangende Vagus-Ast rein sensibel ist.

Die paarigen Flossen.

Die paarigen Flossen bestehen aus ähnlichen Gebilden, wie sie sich in den unpaaren Flossen finden, obgleich sie sich nicht in Metameren theilen lassen. Man hat somit zu unterscheiden; das primäre Skelet, das aus theilweise verknöchertem Knorpel besteht, und fast gänzlich in der Körperwand liegt, und das secundäre Skelet, die Flossenstrahlen, die die freien Flossen stützen. Die Flossenstrahlen bestehen wie in den unpaaren Flossen je aus zwei Hälften, die aber natürlich nicht symmetrisch zur Medianebene gelagert sind, sondern als eine latero-dorsale und eine medio-ventrale zu bezeichnen sind. Die Flossenstrahlen sind beweglich und zwar durch vier Muskeln, von denen ein oberflächlicher und ein tiefliegender auf den zwei entgegengesetzten Seiten des primären Skelets liegen. Diese Muskeln werden die Adductor superficialis und profundus, und Abductor superficialis und profundus genannt (Owen 68 und Mc Murrich 84). Jeder von diesen Muskeln findet seinen Ansatz an mehreren oder

allen Flossenstrahlen und zwar durch mehr oder weniger getrennte Sehnen für jeden Strahl. Die Muskeln liegen, wie das primäre Skelet, zum weit grössten Theil in den Muskelmassen des Körpers eingebettet.

Die Bauchflosse.

Anatomisches.

Die Lage der Bauchflosse variirt bekanntlich sehr stark bei den verschiedenen Teleostiern. Sie kann hinter, direkt unter, oder vor der Brustflosse liegen und wird dementsprechend bauch-, brust-, oder kehlständig genannt. Die erste dieser Lagen ist natürlich als die ursprüngliche anzusehen. Diese findet sich bei dem Lachs. Diese Flosse ist an der ventralen Seite des Körpers gelegen, sehr nahe zur Medianebene, und ganz ventral von der Rumpfmuskulatur. Die Muskeln der beiden Flossen werden zum grössten Theil nur durch ein dünnes Lager Fettgewebe von einander getrennt. Kopfwärts ragt zwischen sie auf eine gewisse Strecke der M. rectus abdominis hinein.

Die Flossenstrahlen sind am Körper in einer schrägen Linie befestigt. Die Basen beider Flossen convergiren somit caudalwärts gegen die Mittellinie. Der grösste Theil des primären Skeletes der Flosse besteht vorzugsweise aus einem Knochen, der als Basale metapterygii bezeichnet wird. Derselbe ist dreieckig und nur theilweise verknöchert. Die caudale Seite des Dreiecks ist die kürzeste; an ihm articuliren vermittelst kleiner Radien die Flossenstrahlen. Die Länge des Knochens übertrifft seine Breite um ein bedeutendes und er dehnt sich, wie auch die Muskeln, weit von der Basis der freien Flosse nach vorn aus.

Die Ebenen, in denen diese Knochen auf den beiden Seiten des Körpers liegen, convergiren dorsalwärts. Daher liegen die Mm. Adductores beinahe ganz dorsal zum Knochen eingebettet zwischen Hartgebilden und Muskeln des Rumpfes, während die Abductoren zum grössten Theil ventral vom Flossenskelet sich finden.

Der M. abductor superficialis entspringt von der Fascie, welche den tiefliegenden bedeckt und zieht zu der Basis eines jeden Flossenstrahles. Er ist der kleinste von allen Flossenmuskeln.

Der M. abductor profundus entspringt von der medianen Kante des Basale und befestigt sich an der Innenseite der ventralen Strahlenhälfte.

Der M. adductor superficialis ist leicht in zwei Portionen trennbar. Ein langfaseriger Theil entspringt von dem oralen Ende des Basale und inserirt an den vier antero-lateralen Strahlen. Ein kurzfaseriger Theil ist mehr oder weniger deutlich in einzelne Muskelbündel zerlegt, die von der Fascie der Körpermuskulatur entspringen und an der Basis der caudalen Strahlen inseriren. Der Verlauf der letzten caudal gelegenen Muskelbündel ist beinahe vertical.

Der M. adductor profundus entspringt vorzugsweise von der medianen Kante des Basale und ist symmetrisch zum entsprechenden Bündel des Abductor profundus an der Innenseite der dorsalen Strahlenhälfte befestigt. Der Muskel übertrifft an Masse den oberflächlichen Adductor um ein Bedeutendes.

Die Nerven der Flosse bilden einen Plexus und stammen von sechs Rückenmarksnerven ab.

Entwicklungsgeschichte.

Obgleich die paarigen Flossen als homologe Gebilde der Gliedmassen höherer Wirbelthiere, naturgemäss genauer studirt worden sind, als die unpaaren, so ist bei den Teleostiern der Entwicklung der hinteren Extremität oder Bauchflosse doch nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden. Die grosse Monographie von Wiedersheim (92), wie auch die Arbeit von v. Rautenfeld[1]) handeln fast ausschliesslich von der Entwicklung des Skelets. In den Arbeiten von Ryder (84) und Mc Intosh und Prince (90) finden sich Beobachtungen ausschliesslich über die äussere Entwicklung.

Mit Ausnahme der Fettflosse ist die Bauchflosse die letzte in der Entwickelung, so dass sie erst spät im embryonalen Leben erscheint, wenn die meisten anderen Organe schon zum grössten Theil differenzirt sind. Ungefähr sechzig Tage nach dem Streichen oder vierzehn Tage vor dem Ausschlüpfen, d. h. wenn der Embryo eine Länge von 11 bis 12 mm hat und die Muskelknospen in der Rückenflosse schon gebildet sind, kommen die

---

1) Nur nach Citaten bekannt.

ersten Spuren zum Vorschein. Vor dem Entstehen der Bauchflosse liegen schon in dem ventralen Theil der Körperwand, d. h. ventral zu den ventralen Urwirbelkanten, zerstreute Mesenchymzellen. Diese bilden ein Netzwerk, ungefähr wie dasjenige der unpaaren Flossensäume und sind thatsächlich in Zusammenhang mit den Zellen des vor dem After liegenden Theiles des ventralen Saumes. Dieses Netzwerk ist nach innen zu durch das Peritonealepithel und nach aussen zu durch das Ectoderm begrenzt.

Die Mehrzahl dieser Zellen stammt zweifelsohne von dem anliegenden Theil der Somatopleura ab, da diese Schicht vor dem Auftreten des Mesenchyms dichter ist, als später. Da aber das Mesenchym an mehreren Stellen seinen Ursprung von dem Mesoderm nimmt und die Zellen von ihrem Bildungsherde weg wandern, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass das Gewebe des ventralen Theiles der Körperwand und das der später daraus zu entwickelnden Bauchflosse auch dem Sklerotom und anderen Quellen seinen Ursprung verdankt.

Die ersten Spuren der Bauchflosse selbst sind dann Verdickungen des Mesenchyms der Körperwand und zwar in der Gegend, die gerade ventral zur ventralen Kante des vier-, fünf- und sechsundzwanzigsten, des caudalen Theiles der dreiundzwanzigsten und des oralen Theiles des siebenundzwanzigsten Myotoms, liegt[1]). Die Lage der Bauchflosse[1]) ist daher ungefähr in der Mitte zwischen dem Dottersack und dem After (Fig. 30b *f.*). Dieser Verdickung von Mesenchymzellen folgt kurz nachher eine Verdickung des sie bedeckenden Ectoderms.

Mit Genauigkeit zu bestimmen, wie diese Ansammlung von Mesenchym zu Stande kommt, ist nicht leicht. Man findet Mitosen im Mesenchym dieser Gegend und ebenso auch im angrenzenden Peritonealepithel (Fig. 23). Dass aber hier im Gegensatz zu den anderen Gegenden eine sehr rege Zelltheilung in den ersten Stadien der Flossenentwicklung vor sich geht, kann nicht behauptet werden. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass auch hier die Protoplasmabewegungen eine Rolle spielen, indem ein-

---

1) Diese Lage ist nur wenig Variationen unterworfen. Doch war in einem von mir beobachteten Falle die Flosse ein Segment weiter caudalwärts, und in einem anderen ein Segment weiter oralwärts gelegen.

zelne Zellen aus der Umgegend herwandern, um die erste Anlage der Flosse zu bilden, wie es auch bei den unpaaren Flossen für möglich gehalten werden muss.

In der Abbildung (Fig. 23), die einen Querschnitt durch die Flossengegend in der ersten Entwicklung darstellt, findet man in der Körperwand rund vierzig Kerne. In diesem Stadium unterscheidet sich diese Gegend nur dadurch, dass die Kerne etwas dichter gelegen sind. Oral- und caudalwärts findet man durchschnittlich eine viel geringere Anzahl. Aus dieser Abbildung ersieht man auch, dass das Epidermis nicht mehr bloss zweischichtig ist, wie bei der Entstehung des unpaaren Flossensaumes. Obgleich die äussere Lage noch ausserordentlich dünn und einschichtig ist, wie auch in den früheren Stadien, ist die innere Lage unregelmässiger geworden, und oft finden sich zwei Kerne über einander gelagert. In dieser Zeit differenziren sich in dieser Gegend die grossen becherförmigen Schleimzellen (Fig. 24 *sc*).

Die besondere Verdickung des die Flossenanlage überziehenden Theils der Epidermis ist in diesem Stadium kaum wahrnehmbar, obgleich sie bald nachher viel deutlicher hervortritt; wobei man sieht, dass sie durch die Vermehrung der Zellen der Malpighi'schen Schicht verursacht ist und nicht, wie in dem unpaaren Flossensaum bloss durch das Höherwerden der einzelnen Zellen (p. 511). Neben dieser Vermehrung kommen auch Aenderungen in den das Mesoderm direkt begrenzenden Zellen vor, indem hier ihre Umrisse regelmässig werden, und sie allmählich sich in ein Cylinderepithel umwandeln. Indem das Mesenchym der Flossenanlage sich sehr stark vermehrt, wird an der Körperoberfläche ein starkes Schwellen verursacht, das von dem verdickten Ectoderm überzogen wird. Dann entsteht kurz darauf, nahe der ventralen Grenze der Verdickung, eine Längsfalte (Fig. 24 *e f.*). Hier wird die innerste Schicht ausgesprochener cylinderförmig und die ovalen Kerne ihrer Zellen treten stark hervor. Diese Falte ist sehr nahe der Bauchgrenze des Körpers. Zwischen diesen auf beiden Körperseiten liegenden Falten ragt der vor dem After liegende Theil des unpaaren Flossensaums stark hervor (Fig. 24a *bfs.*).

Während der Entwicklung der Ectodermfalte zieht sich das Mesenchym enger zusammen und bildet dicht unter dem Ectoderm eine deutlich unterscheidbare Masse von Zellen oder viel-

mehr von Cytoplasma ohne Zellgrenzen, in welcher die ovalen Kerne dicht aneinander gelagert sind und meist mit ihrer Hauptachse senkrecht zur Oberfläche der Haut liegen. Innerhalb dieser Anhäufung bleibt das Gewebe viel lockerer und die Kerne, sowie die in dem Peritonealepithel selbst, sind kleiner und rundlicher.

Kurz nach dem Erscheinen der mesenchymalen Anlagen sprosst eine kleine Muskelknospe von jedem Myotom der Flossengegend hervor. Diese entstehen wie auch die in den unpaaren Flossen an dem oralen Ende der betreffenden Myotomkante. Sechs dieser Muskelknospen, d. h. die von dem dreiundzwanzigsten bis zum achtundzwanzigsten Segmente abstammenden, treten in die Flossenanlage hinein (Fig. 30). Vor und hinter diesen werden rudimentäre Knospen gebildet, gerade so, wie bei den unpaaren Flossen; aber auch hier werden sie nie unabhängige Zellmassen, die in den präanalen Mittelsaum wandern, sondern sie scheinen, wie die rudimentären Knospen in den unpaaren Flossen, nach und nach zu verschwinden, indem sie im Wachsthum von dem übrigen Theil der Myotomkante überholt werden.

Die Muskelknospen der Bauchflossen sind denen der unpaaren Flossen ähnlich, obgleich die letzteren eine bedeutende Grösse erlangen. Dohrn (85) hat aber die Aufmerksamkeit auf eine angebliche Verschiedenheit zwischen dem Ursprung der Muskulatur in den After- und Bauchflossen gelenkt. Er giebt an (p. 401), dass „die Teleostier die Afterflosse durch Muskelknospen mit Muskulatur versorgen, ehe die Beckenflosse damit versehen wird, die erst später dazu gelangt und nun wiederum ihrerseits ohne Vermittelung von Muskelknospen, direct durch Einwachsen der Musculatur vom Urwirbel aus, wie sich leicht an Lachs- und Forellenembryonen nachweisen lässt“. Die hier gemachte Unterscheidung scheint mir nicht der Wirklichkeit zu entsprechen. Die Knospen der Bauchflosse sind allerdings nicht leicht an ganzen aufgehellten Embryonen nachzuweisen. Wenn man aber das Thier halbirt, kann man oft solch' deutliche Bilder erhalten, dass gar nicht daran zu zweifeln ist, dass man es hier und in den unpaaren Flossen mit homodynamen Gebilden zu thun hat. Von Sagittalschnitten sind auch klare Bilder manchmal zu bekommen. In der Abbildung (Fig. 30) sind die Knospen in der Bauchflosse nach einer Sagittalschnittserie hineingezeichnet worden, und um

das Verständniss zu erleichtern, deutlicher gemacht, als sie an Uebersichtspräparaten zu beobachten sind. Bei Acipenser hat Wiedersheim ähnliche Knospen beschrieben, aber bei den Teleostiern (Thymallus, Esox und Salmo) ihr Vorkommen verneint (p. 81).

Zwischen den Selachiern und Teleostiern aber gibt es hinsichtlich der Art, wie die Muskelknospen entstehen, wichtige Unterschiede. Alle Beobachter stimmen darin überein, dass bei den Selachiern jedes Myotom zwei Knospen entwickelt, eine vom vorderen und eine vom hinteren Ende der ventralen Kante. Während sodann bei den Selachiern die Bildung der Knospen an dem vordersten Myotom, das an dem Aufbau der Flossen theilnimmt, beginnt und sich schrittweise nach hinten ausbreitet, fängt sie beim Lachs in der Mitte der Flossenanlage an und dehnt sich in beiden Richtungen nach den Enden aus, wie auch bei den unpaaren Flossen (siehe p. 514).

Im Gegensatz zu den unpaaren Flossen liegen die Muskelknospen der Bauchflossen nicht dicht am Ectoderm, sondern innerhalb der mesenchymatischen Cutis der äusseren (lateralen) Flossenwand. Die gegenüberliegende oder mittlere Seite der Flosse ist weiter entfernt von der ventralen Kante der Myotome, und hierher wandern keine Muskelknospen. Eine Theilung der einzelnen Knospen in je zwei Zellenmassen, von denen eine auf jeder Seite der Flosse zu liegen kommt, wie bei den Selachiern, ist weder in diesem noch im späteren Stadium nachzuweisen.

Die Grenzen der Knospen gegen das umgebende Mesenchym zu sind nicht sehr deutlich. Doch kann man in frühen Stadien die zwei Gebilde aus dem verschiedenen Verhalten ihre Kerne unterscheiden. Auf Querschnitten erscheinen die Kerne der Muskelknospen (Fig. 28 *mknk.*) rund und kleiner als die Mesenchymkerne. Diese letzteren (*mesk.*) sind besonders in der Lage unmittelbar unter dem Ectoderm ovale Gebilde, deren lange Achse senkrecht zur Oberfläche steht. Untersucht man aber Sagittalschnitte, so findet man, dass die Kerne der Muskelknospen (Fig. 27 *m kn k.*) oval und eben so gross wie die Kerne des Mesenchyms in Querschnitten sind, während die Mesenchymkerne in der Regel rund und kleiner erscheinen. Demgemäss müssen die Zellen der Muskelknospen und die des Mesenchyms gleich gestaltete Kerne

haben, die sich nur durch ihre specifische Orientirung unterscheiden lassen. Es giebt aber selbst in frühen Stadien eine nicht unbeträchtliche Zahl von Ausnahmen, die sich bei der weiteren Entwicklung so vermehren, dass es bald gar keine Regel giebt (Fig. 25) und die Unterscheidung der zwei Zellenarten sehr schwierig wird.

Während der Entwicklung der Muskelknospen nimmt das Mesenchym der Flossenanlage sehr stark an Volumen zu und veranlasst, dass die Flosse von der ventro-lateralen Oberfläche des Körpers dicht bei dem unpaarigen Flossensaum wie ein Lappen herabhängt (Fig. 25 und 26). Zuerst erscheint die Flosse im Profil gesehen nahezu symmetrisch nach vorn und hinten verlaufend (Fig. 30), aber die Asymmetrie kommt bald zum Vorschein bei stärkerem Wachsthum des caudalen Theiles.

Dicht unter dem Ectoderm ist das Mesenchym an beiden Seiten stärker verdickt. In der Mitte der Flosse finden sich die Kerne weniger dicht gelagert und das Cytoplasma erscheint in der Form eines dichten Netzwerkes von Zellfortsätzen, das nach der Peritonealwand zu lockerer wird.

In diesem Stadium erscheinen in der Flossenanlage Nervenfasern, die von jedem Rückenmarksnerven ausgehen, dessen entsprechendes Myotom eine Muskelknospe hervorgebracht hat. Das Gewebe der Bauchflosse ist in dieser Zeit weniger differenzirt, als das der unpaaren Flossen zur Zeit, wann die Nervenfasern zuerst erkannt werden konnten. Die Nervenfasern der einzelnen Nervenstämme anastomosiren miteinander und bilden schon in diesem Stadium einen Plexus. Bei den Selachiern müssen nach Angaben von Mollier (93) die Nerven viel deutlicher und im Anfang sogar ganz von einander getrennt sein.

Durch das Dichterwerden des umgebenden Mesenchyms werden die Grenzen der Muskelknospen immer undeutlicher, bis sie kurz nach dem Stadium, welches in Fig. 25 abgebildet ist, ganz verschwinden. Von diesem Zeitpunkt an, d. h. schon bevor die Differenzirung des Gewebes in der Flossenanlage beginnt, lassen sich die Zellen der Knospen und des Mesenchyms nicht von einander unterscheiden. Die Verbindung zwischen Muskelknospen und den betreffenden Myotomen wird aufgelöst, indem die sie verbindenden Zellen auseinander weichen. Ja, man

kann nicht umhin anzunehmen, dass sogar die Muskelknospen selbst ganz disintegriren. Das Mesenchym wird in diesen Entwicklungsstadien, besonders in der lateralen Wand der Flosse, sehr dicht gegen die Kante der Myotome gepresst, die selbst jedoch nicht weiter zur Entwicklung der Flossen beitragen.

Es muss aber hervorgehoben werden, dass man bei der Untersuchung dieser Stadien sehr leicht Trugbilder erhalten kann. Die Grenze der Myotome gegen die Flossenanlage ist in Wirklichkeit undeutlich, und da das Mesenchym so dicht an die Rumpfmuskulatur gepresst ist, scheint es manchmal, als wenn eine thatsächliche Strömung nach der Flosse zu stattfände. Es sind gewiss solche Bilder, die Dohrn veranlasst haben, zu beschreiben, dass die ganze ventrale Myotomkante in die Flossenanlage hineinwüchse. Ich habe aber mehrere Schnittserien in diesen Stadien mit der Immersion durchgemustert und habe mich überzeugt, dass eine Grenze zwischen Myotom und Mesenchym wirklich besteht. Dies ist nachzuweisen im Stadium, das in Fig. 26 dargestellt ist und auch früher; selbst in dem vorderen Theil der Kante jedes einzelnen Myotomes, womit nur kurz vorher die Muskelknospe noch im Zusammenhang war, ist eine Grenze aufzufinden.

Der nächste wichtige Schritt in der Entwicklung ist Anhäufung von Zellen in der Mitte der Flosse, d. h. in demjenigen Theil, wo das Gewebe zuvor nur locker gelagert war. Das ist die erste Anlage des Knorpelskelets (Fig. 26 *knpl.*). Sie erscheint bei Embryonen von 15—16 mm Länge. Die Verknorpelungsvorgänge schreiten fort von einem Mittelpunkt aus, der beinahe die Mitte der Flosse bildet. Bekanntlich erstreckt sich dieser Knorpel allmählich weiter oral in die Körperwand, und bildet dort das ganze Beckenskelet, das man jetzt allerdings bloss als ein Basale metapterygii auffasst. Die Abgliederung dieses einen Stückes in ein Basale und die Radii findet erst später, aber auch zum Theil schon im Vorknorpelstadium statt. Ueber diesen Vorgang sind Einzelheiten von Wiedersheim angegeben.

Um ungefähr dieselbe Zeit, wo das knorpelige Skelet erscheint, findet eine geringe Aenderung in jenen Zellen statt, die den Raum einnehmen, welcher vorher von den Muskelknospen besetzt war, nämlich an der Basis der Flosse inner-

halb der lateralen mesenchymatischen Wand. Die Kerne häufen hier mehr Cytoplasma um sich herum an: der erste Schritt zur Differenzirung in Muskelzellen (Fig. 26 *m. add. p.*). Dies ist die Anlage des M. adductor profundus. Gleichzeitig oder vielleicht etwas später findet eine ähnliche Aenderung statt an einer entsprechenden Stelle der gegenüberliegenden Seite der Flosse (*m. abd. p.*). Dies ist die erste Anlage des M. abductor profundus. Bei den Selachiern sind bekanntlich die zwei sich gegenüberliegenden Muskeln, nämlich die primitiven Streck- und Beugemuskeln der Flosse in ihrer ursprünglichen Lage, durch die Hälfte je einer sich secundär spaltenden Muskelknospe gebildet. Wie schon vorher erwähnt, ist eine solche Halbirung der Muskelknospen beim Lachs nicht nachzuweisen.

Da der Adductor, der äussere (laterale) von den beiden Muskeln, die Stelle inne hat, die zuvor die Muskelknospen ausfüllten und da derselbe kurz nach dem Verschwinden der Knospen erscheint, so ist anzunehmen, dass die Zellen, die von den Muskelknospen abstammen, wirklich an der Bildung des Muskels theilnehmen. Bei dem inneren (medialen) Muskel, dem Abductor, verhält es sich anders. Wenn es auch nicht ganz ausgeschlossen ist, dass einzelne Zellen von den Muskelknospen möglicherweise in diesen Muskel einwandern, so spricht doch seine Lage sehr gegen eine solche Annahme. Jedenfalls wandern keine Massen von Zellen aus den Muskelknospen dorthin, wie sie es bei den Selachiern thun. Sagittal- und Horizontalschnitte durch diese embryonalen Muskelanlagen zeigen deutlich, das nur eine einzige Muskelmasse an jeder Seite des knorpeligen Skelets liegt. Die Metamerie der Flosse ist somit vollständig verloren. Während bei den Selachiern jede Muskelknospe und jeder Nerv seine Individualität bis spät in seinem embryonalen Leben und sogar im erwachsenen Zustand noch bis zu einem gewissen Grade wahrt; während ferner das knorpelige Skelet von vornherein eine ausgesprochene Theilung in Strahlen aufweist, die allerdings an der Basis verschmolzen sind, bilden bei den Knochenfischen sowohl Muskeln als Knorpel je eine einzige Masse, und die Nerven anastomosiren fast von Anfang an. Die Segmentirung der Flossen bei den Knochenfischen ist, wie durch die Flossenstrahlen bewiesen wird, vollständig sekundär und hat über-

haupt keine Beziehung zu der Zahl von Somiten, die zum Aufbau der Flosse beitragen.

Die Differenzirung der Muskeln sowohl als des knorpeligen Skelets beginnt, wie bei den unpaaren Flossen, im mittleren Theil der Flosse und breitet sich schrittweise nach den Enden aus. Bei der Ectodermfalte findet dasselbe statt. Dies Verhalten ähnelt der Entwicklungsweise der Muskelknospen, so dass Beides von der Entwicklungsweise bei den Selachiern abweicht (siehe p. 548 u. 557).

Die Kerne der oben beschriebenen Muskelzellen zeigen schon frühzeitig den späteren Verlauf der Muskelfasern an, indem sie sich demselben entsprechend in einer schrägen Richtung verlängern und dorsal und kopfwärts verlaufen. Die Differenzirung der Mm. profundi schreitet weit vor, ehe die oberflächlichen Muskeln erscheinen. Die oberflächlichen Muskeln, sowohl der Adductor als der Abductor superficialis, entstehen später als die tiefer gelegenen Muskeln. In älteren Stadien als die in Fig. 26 abgebildeten wird das Mesenchym zwischen der Anlage des M. adductor profundus und dem Ectoderm lockerer, so dass eine deutlich abgesetzte Cutis an dieser Stelle fehlt. Noch später bildet sich hier eine Anhäufung von Zellen. Diese Zellmasse, die Anlage des M. adductor superficialis, sind von der Epidermis nur durch wenige weit zerstreute Zellen getrennt; peripher hängt sie zusammen mit dem äussersten Ende des tiefer gelegenen Muskels, wo beide unmittelbar in den Skleroblasten-Zellencomplex (Fig .26 *skbl.*) übergehen, aus dem die Flossenstrahlen und Hornfäden hervorgehen. Querschnitte dieses Stadiums gleichen den Querschnitten der unpaaren Flossen in dem Stadium der Fig. 7. Die Differenzirung des oberflächlichen Adductor schreitet nach dem Rumpf zu. Der Muskel ist von dem tiefen Adductor durch lockeres Bindegewebe getrennt. Da der oberflächliche Muskel sich an einer Stelle entwickelt, wo früher Mesenchymzellen gelegen waren, so würde man von vornherein zu schliessen geneigt sein, ihn hauptsächlich von Mesenchymzellen abzuleiten. Dass dies in der That geschehe, ist aber nicht mit absoluter Sicherheit nachzuweisen. Denn der oberflächliche und der tiefe Adductor hängen an ihrem peripheren Ende zusammen, und der tiefere Muskel leitet sich unzweifelhaft vorzugsweise von den Muskelknospen ab.

Der oberflächliche Muskel auf der anderen Seite der Flosse entspringt unzweifelhaft aus dem mesenchymatischen Zellenlager (*m. abd. s.*), das an dieser Stelle unter der Epidermis liegt. Man kann ihn von vornherein nicht von dem M. abductor profundus scharf abgrenzen. Er besteht vielmehr in den ersten Stadien aus einer undifferenzirten Zellenmasse, die auf der medialen Seite in den schon deutlich differenzirten Zellencomplex des profundus übergehen. Später werden die beiden Muskelanlagen durch Bindegewebe getrennt. Ueber den Ursprung der Bildungszellen des oberflächlichen Muskels kann man nicht gut in Zweifel sein. Oben wurde gezeigt, dass der M. profundus, wenn überhaupt, nur einzelne Zellen aus den Muskelknospen zugeführt erhält. Was nun für den profundus wahrscheinlich ist, ist für den oberflächlichen Muskel in höherem Grade anzunehmen: Er wird nur aus Mesenchymzellen gebildet.

Das spätere Wachsthum der Muskeln besteht in ihrer Verlängerung nach dem Kopfe zu zwischen den ventralen Kanten der Myotome. Begleitet wird dies Wachsthum von einer ebenfalls kopfwärts gerichteten Verlängerung der knorpeligen Anlage, aus der das längliche Basale hervorgeht. Die tiefer gelegenen Muskeln dringen weiter kopfwärts vor, als die oberflächlichen. Die Fasern der beiden Systeme kreuzen sich unter spitzem Winkel. Zufolge des oralen Wachsthums liegt der grössere Theil des knorpeligen Skelets und jedes Muskels beim erwachsenen Fisch in der Körperwand, und nicht in der freien Extremität, die fast ausschliesslich von den Flossenstrahlen gestützt wird.

So erreicht die Flosse ungefähr den Zustand, den sie beim erwachsenen Lachs aufweist. Die weitere Entwicklung besteht nur darin, dass sie grösser wird und eine kleine Formveränderung erleidet.

Während der Entwicklung aber findet eine Rotation statt. In den früheren Entwicklungsstadien läuft die Linie, in der die Flosse dem Körper anhaftet, parallel mit der Körperachse, und wenn die tiefliegenden Muskeln sich entwickeln, liegt einer auf der Aussen- (lateralen) Seite des Knorpelskelets und der andere auf der Innen- (medialen) Seite. Die Bauchflosse bildet also in diesen Stadien einen Lappen, der parallel mit dem unpaaren Flossensaum von der ventralen Seite des Körpers herunterhängt.

Beim Wachsthum wird nun das vordere Ende des Lappens lateral rotirt, so dass die Basis des vordersten Strahles viel weiter von der Bauchmittelline entfernt wird, als die der hintersten. Die Linie, die die Basen dieser zwei Strahlen verbindet, d. h. die Befestigungslinie der Flosse am Körper, macht somit einen Winkel von ungefähr 60° mit der Mittelebene des Körpers. Daher kommt es, dass beim erwachsenen Lachs das gekielte Basalstück mit dem Kiel nach der Mittellinie und dorsal zu gerichtet liegt und die Mm. abductores, die beim Embryo medial liegen, beim erwachsenen Thier fast rein ventral zum Skelet sich befinden, während die Mm. adductores von der Oberfläche verdrängt sind und meist zwischen Skelet und Rumpfmuskulatur eingebettet liegen.

Zusammenfassung.

In die Bauchflosse treten wie in die unpaaren Flossen, zwei verschiedene Zellgruppen ein — Muskelknospen und Mesenchym.

Das Mesenchym ist verhältnissmässig viel dichter als in den unpaaren Flossen, und kurz nach dem Hineinwachsen der Muskelknospen sind letztere nicht mehr vom umgebenden Mesenchymgewebe zu unterscheiden.

Alle vier Muskeln dieser Flosse sowie das Knorpelskelet entwickeln sich aus einer einheitlichen Zellmasse. Die Metamerie, die die Muskelknospen aufwiesen, ist somit verwischt, und die Gliederung des Knorpelskelets, sowie die Metamerie, wie sie die Flossenstrahlen zeigt, ist als sekundär erworben zu betrachten und ganz ohne genetische Beziehung zur Metamerie des Körpers entstanden.

Der M. adductor profundus entsteht an der Stelle, wo die Muskelknospen zuletzt zu sehen waren.

Eine Theilung der Knospen in Streck- und Beuge-Muskelanlagen, wie es bei den Selachiern geschieht, ist nicht nachweisbar.

Es ist wahrscheinlich, dass die drei anderen Muskeln der Flosse wenigstens zum grössten Theil aus Mesenchym hervorgehen.

Die Nerven der Flosse stammen aus mehreren Spinalstämmen her, und in den frühsten Entwicklungsstadien anastomosiren sie schon mit einander.

Die Brustflosse nebst der Hypoglossusregion.

Anatomisches.

Die Brustflosse des Lachses ist dicht hinter der Kiemenregion gelegen, aber nicht so nahe der Mittellinie, wie die Beckenflosse, so dass ein Theil des M. obl. abdominis neben dem M. rectus abdominis sich zwischen die Flossen der beiden Körperseiten weit oralwärts hineindrängt bis die genannten Muskeln den ventralen Theil des Schultergürtels und zum Theil sogar den Zungenbeinbogen erreichen.

Die Basis der Flosse verläuft schräg zur Längsachse des Leibes von der Seite her ventral- und caudalwärts. Die Lage der Flosse ist somit ungefähr dieselbe, wie die der Bauchflosse.

Das primäre Skelet des Brustgürtels und der Brustflosse besteht aus einem eigenartig gestalteten Knochen, der am ehesten noch einem Pfluge zu vergleichen ist, dessen Spitze oral- und ventralwärts gerichtet ist. Man unterscheidet für gewöhnlich einen der Scapula entsprechenden und einen Coracoid-Abschnitt.

Die Adductor-Muskeln liegen auf der inneren Seite des Knochens, während die Abductoren die äussere Fläche bedecken.

Zu den vier gewöhnlich beschriebenen Muskeln der Flosse tritt noch auf der Abductorenseite ein fünfter hinzu. Dieser Muskel ist zweifellos von M^c. Murrich (84) als der vordere Theil des M. abductor superficialis beschrieben worden. Da dieser Muskel ebenso deutlich abgegrenzt ist wie irgend ein Muskel des Fischkörpers und seine Wirkung eine ganz bestimmte ist, so schlage ich für ihn den Namen M. arrector vor. Dadurch steigt die Zahl der vier bekannten Brustflossenmuskeln auf fünf, deren Beschreibung hier folgt.

Der M. abductor superficialis entspringt von der ventralen Kante des Os coracoideum. Seine Fasern sind parallel, laufen dorsal- und caudalwärts, um sich an den einzelnen Flossenstrahlen mit je einer besonderen Sehne zu befestigen. Der Muskel kann nicht in einzelne Bündel zerlegt werden.

Der M. abductor profundus entspringt von dem caudalen Theil des Os coracoideum. Seine Fasern verlaufen fast parallel zu den Fasern des oberflächlichen Muskels und in-

seriren unter den Sehnen des Abductor superficialis an den Basen der einzelnen Flossenstrahlen. Der Muskel wird vollständig von dem Abductor superficialis bedeckt und ist bedeutend kürzer.

Der M. arrector entspringt von einer Leiste auf der oralen Oberfläche, seitlich am Os coracoid. und zum Theil von dem sekundären Schultergürtel. Seine Fasern verlaufen dorsal- und caudalwärts und befestigen sich an der Basis des ersten Flossenstrahles auf der Aussenfläche der oralen Kante. Nahe seinem Ursprung ist der Muskel theilweise von dem M. abductor superficialis bedeckt.

Auf der inneren oder Adductoren-Seite der Flosse ist jeder der beiden Muskeln fast vollständig in Blätter gespalten, von denen je eins mit besonderer Sehne an den entsprechenden Flossenstrahl heranzieht.

Der M. adductor superficialis entspringt zum Theil von der Clavicula, ventral zur Befestigung der Scapula, zum Theil von der Scapula selbst. Die Fasern sind bündelweise an den einzelnen Strahlen der Flossen mit Ausnahme des ersten kopfwärts gelegenen Strahles befestigt. Die dadurch entstandene Aufblätterung des Muskels verhält sich dann so, dass jedes caudalwärts gelegene Blatt das vorhergehende orale deckt. Man kann den Muskel in eine lange und eine kurze Portion trennen. Die lange Portion besteht aus den drei oral gelegenen Blättern und entspringt von der Clavicula, verläuft durch den breiten Bogen der Scapula, um zu den Flossenstrahlen zu gelangen. Die kurze Portion entspringt von der Scapula. Die Fasern dieser Portion verlaufen von der Scapula zu den Strahlen theils horizontal, theils ventral- und caudalwärts.

Der M. adductor profundus entspringt von der Clavicula und dem Coracoid, um sich an allen Flossenstrahlen unter der Insertion des oberflächlichen Adductor zu befestigen. Die Fasern dieses Muskels, der ebenfalls theilweise deutlich in Blätter zerfällt, laufen zu den Strahlen caudal und dorsal, und kreuzen auf diese Weise die Fasern des Adductor superficialis unter einem beträchtlichen Winkel. Auch dieser Muskel zerfällt in eine lange und eine kurze Portion. Die lange Portion entspringt von der Innenseite der ventralen Kante, oral am Coracoidbein und verläuft durch den Bogen der Scapula

zum ersten Flossenstrahl. Der kürzere Theil entspringt vorzugsweise von dem caudalen Theil derselben Fläche des Coracoid und befestigt sich mit Ausnahme des ersten an allen Flossenstrahlen.

Innervirt wird die Flosse vorzugsweise von einem starken Nervenstamme, der durch die Vereinigung der ersten drei ächten Spinalnerven gebildet wird (Fig. 33). Dazu kommt ein zarter Nerv (*n. hy.*), der ohne eine dorsale Wurzel und ohne Ganglion den Wirbelkanal mit dem ersten Spinalnerven verlässt und den man gewöhnlich Hypoglossus nennt.

Der aus der Vereinigung hervorgegangene Nervenstamm giebt einen Zweig zu den Mm. Coraco-arcuales (*n. cor. arc.*) und peripher davon einen starken Zweig zum M. coraco-hyoideus (*n. cor. hy.*) ab. Der Nervenstamm verläuft dann oral von der Scapula und dringt in die Flosse ein, kreuzt die innere oder Adductorenseite oral von der Masse des M. adductor profundus, durchbohrt aber den Adductor superficialis und hat die lange Portion dieses Muskels oral vor sich liegen.

Wenn der Nerv eben in die Flosse eingetreten ist, giebt er einen starken Zweig ab, der caudal zwischen dem Adductor superficialis und profundus verläuft, aber bloss den oberflächlichen Muskel innervirt (*n'. add. s.*). An denselben Stellen giebt der Hauptstamm des Nerven einen Ast ab, der sich, oral wendend, in kleinere Zweige zerfällt und den tief liegenden Adductor versorgt (*n. add. p.*). Darauf passirt der Hauptnervenstamm ein Loch des primären Schulterknochens und gelangt auf die äussere oder Abductorenseite, innervirt den M. arrector (*n. ar.*), abductor superficialis (*n. abd. s.*) und profundus (*n. abd. p.*) und giebt ausserdem einen sensiblen Zweig zu den Flossenstrahlen ab.

Neben dem echten Plexus pectoralis bilden der vierte und fünfte Spinalnerv einen Plexus, der wesentlich sensible Fasern abgiebt. Ein Zweig des fünften Nerven aber ist motorisch, und dringt in den M. adductor superficialis (*n^2. add. s.*) an seinem caudalen Ende ein. Dieser Muskel wird somit von zwei durchaus getrennten Nervenprovinzen versorgt.

Entwicklungsgeschichte.

Die vergleichenden Anatomen stimmen im Allgemeinen darin überein, dass die vordere Extremität sich weiter von dem uranfänglichen Zustand entfernt hat, als die hintere. Wenn auch Dohrn und Mollier nicht geneigt sind, dies für die Selachier zuzugeben, so zeigt doch das Studium der Teleostierflossen, dass die Entwicklungsgeschichte der Brustflosse sich weit mehr von dem Typus, wie man ihn bei Selachiern findet, entfernt, als die Bauchflosse.

Während die Beobachtungen über die Entwicklung dieser Flosse weit zerstreut in Arbeiten über Gesammtentwicklung der Teleostier sich finden, hat Boyer (92) es vor Kurzem unternommen, den Ursprung der mesodermalen Bestandtheile dieser Flosse einem besonderen Studium zu unterziehen. Frühere Arbeiten sind in seiner Arbeit sämmtlich aufgezählt und gewürdigt worden, so dass ich mich hierauf beziehen kann. Seitdem hat ausser Kästner (92) auch Corning (94) seine Beobachtungen über diesen Gegenstand veröffentlicht. Wenn Corning auch zu andern Resultaten gelangt war, als ich in meiner schon früher erschienenen Mittheilung, so ist die Differenz zwischen uns ausgeglichen durch einen später auf dem Baseler Anatomen-Congress von Corning gehaltenen Vortrag, worin meine Angaben über die Muskelknospen der Brustflossengegend bestätigt werden. In vielen anderen Einzelheiten, über die ersten Anlagen der Flosse usw., stimmen unsere Angaben überein. Für das Verständniss meiner Beschreibung wird es aber nöthig sein, dieselbe noch einmal zu wiederholen.

Die Brustflosse erscheint viel früher im Embryonalleben als alle die anderen, und zwar zu einer Zeit, wo die Gewebe des Körpers noch keinen hohen Grad der Differenzirung aufweisen. So erscheint sie ungefähr am zwanzigsten Tag, während die nächst ihr erscheinende Rückenflosse erst ungefähr am fünfzigsten die ersten Spuren der Entwicklung zeigt.

Ungefähr am fünfzehnten Tage nach der Befruchtung bilden die Zellen der Seitenplatten bei den Lachsembryonen ein cubisches Epithel in einem beträchtlichen Areal in und hinter der Herzgegend. Sowohl Somatopleura als Splanchnopleura zeigen die Verdickung, und das verdickte Epithel setzt sich durch das Nephrostom in das Epithel des Wolff'schen Ganges fort.

Oral, caudal und lateral von dieser Gegend ist das Peritoneum aus den gewöhnlichen abgeplatteten Zellen zusammengesetzt. Ich kann leider nicht angeben, wie früh diese Verdickung beim Embryo auftritt, da mir die Stadien fehlen, wo dies nachzuweisen wäre. Die ersten Spuren der Brustflosse treten auf als weitere Verdickungen eines Theiles der Somatopleura in dem eben beschriebenen allgemein verdickten Bezirk.

Ich gehe bei dieser Betrachtung nicht auf den Ursprung der mesodermalem Somiten und des Kopfmesoderms näher ein. Es wird aber für das Verständniss der folgenden Beschreibung nöthig sein, einige Punkte, die vorderen Urwirbel betreffend, näher zu beleuchten. Zur Zeit des ersten Erscheinens der Flossenanlage sieht man, dass der erste, oral sichtbare Urwirbel nur rudimentär entwickelt ist (Fig. 21 my^a). Er besteht aus einem einzigen, bestimmten Zelllager, offenbar die Seitenwand oder die Cutisplatte, zu der median einige weniger locker gefügte Mesenchymzellen gelegen sind. Von hier bis zum Gehörbläschen liegt ein breiter Zwischenraum, der in seiner Ausdehnung etwa der Länge von drei Myotomen entspricht. In dieser Gegend liegen Mesodermzellen, an denen keine Spur von Segmentirung nachzuweisen ist. Da später alle Spuren des eben beschriebenen vordersten Urwirbels verschwinden[1]), eine Thatsache, die mir noch bei der Verfassung meiner vorläufigen Mittheilung unbekannt war, so möchte ich ihn nicht Urwirbel eins nennen, sondern als Urwirbel a bezeichnen, indem die Bezeichnung „erster" für den vordersten bleibenden Urwirbel reservirt wird. Ich glaube hiermit Missverständnisse zu vermeiden, obgleich dadurch die Bezeichnung eine andere sein muss als sie in meiner, ersten Mittheilung war. Der dortige zweite wird nämlich hier zum ersten, der dritte zum zweiten usw. Den vergänglichen Urwirbel hat C o r n i n g (94) nicht

---

1) Beim Verschwinden scheint dieser Urwirbel bloss Mesenchym zu liefern, das sich von dem übrigen des Kopfes nicht unterscheiden lässt. Bei Embryonen von 8—10 mm Länge, d. h. bei denen, wo das Gewebe in der Flossenanlage schon im Anfang der Differenzirung ist, ist er in den meisten Fällen nicht mehr zu sehen. In einzelnen Fällen scheint er fortzubestehen und sich in Muskelgewebe zu differenziren. Dadurch lässt sich das Vorhandensein von einem kleinen Muskelsegment erklären, das in einigen Embryonen, oft nur auf einer Körperseite, vor dem vordersten völlig ausgebildeten Muskelsegment liegt.

erwähnt, obgleich er in einer seiner Abbildungen vom Hecht (Fig. 4 auf Tafel IV) angedeutet ist.

Die zwei folgenden Urwirbel, d. h. der erste und zweite bleibende, enthalten neben der einzelligen Cutisplatte eine deutliche Muskelplatte. Doch sind diese Segmente ventralwärts nicht scharf von den Seitenplatten abgegrenzt. Die folgenden Segmente sind noch deutlicher und völlig von dem peritonealen Theil des Mesoderms abgesetzt. In keinem von den Myotomen in diesen Stadien sind Muskelfibrillen entwickelt.

Lateral, oder wenn man die Bezeichnung nach dem Schwunde des Dottersacks von neuem bestimmt, ventral, zu den ersten drei Segmenten sind zahlreiche Mesenchymzellen zwischen Somatopleura und Ectoderm vorhanden (Fig. 12 u. 13 *mes.*). Diese Zellen hängen innig mit den ventralen Enden der ersten Urwirbel zusammen und ebenso mit dem unsegmentirten Kopfmesoderm. Von hier aus caudalwärts gehen die Zellen des Mesenchyms allmählich in die Verdickung der Somatopleura, die erste Anlage der Brustflosse, über (Fig. 12 *ppl.*).

Diese Verdickung der Somatopleura ist bedingt durch die Verlängerung der hier gelegenen Zellen in einer zur Oberfläche senkrechten Richtung, so dass die Zellen ein Cylinderepithel bilden. Sie ist im Quer- und Längsschnitte leicht von der vor ihr gelegenen Verdickung zu unterscheiden. Das Cylinderepithel fängt kurz vor dem Septum zwischen dem zweiten und dritten bleibenden Urwirbel an und dehnt sich nach hinten über drei Segmente, also bis zu der Grenze zwischen dem fünften und sechsten bleidenden Segment aus. Nach den Abbildungen Boyer's zu urtheilen wird bei Fundulus kein solch regelmässiges Cylinderepithel gebildet. An Uebersichtspräparaten sind die zwei verdickten Zonen nicht leicht auseinander zu halten. Dadurch erklärt es sich, dass Ziegler (87), wie nach ihm auch Corning, die Flossenanlage etwas zu ausgedehnt beschrieben haben, die sie sich zu weit nach vorn erstrecken lassen. Spätere Stadien zeigen, dass, wenn überhaupt, dann nur ein kleiner Theil dieser Zellen in die Flosse zu liegen kommt. In der ersten Entwicklung stimmt daher die Brustflosse mit der vorderen Extremität der Selachier und der höheren Wirbelthiere überein; sie ist aber von der Entwicklung der Bauchflosse verschieden, indem bei der letzteren keine epithelartige Verdickung vorkommt.

Die relative Lage der Flossenanlage mit Bezug auf die Urwirbel, ist, wie schon Ryder (84) hervorgehoben hat, sehr verschieden bei den verschiedenen Teleostiern. Nach diesem Forscher finden sich bei Cybium zwölf Somiten zwischen der Brustflossenanlage und dem Gehörbläschen, während bei Alosa und Pomolobus nur zwei Somiten zwischen diesen Grenzen liegen. Nach Boyer liegt die Flosse von Fundulus in der Gegend der vier ersten Myotome. Bei Salmo liegt sie, wie schon erwähnt wurde, in der Gegend des dritten, vierten, und fünften Segmentes. Für die folgende Beschreibung ist deshalb zu bedenken, dass bei anderen Knochenfischen bedeutende Abweichungen von dem Verhalten beim Lachs vorkommen können.

Die Zellen des verdickten Cylinderepithels der Pectoralplatte vermehren sich ungemein schnell, so dass sehr bald ein Haufen von dicht an einander gepressten Zellen ohne Schichtenbildung vorliegt (Fig. 14). Die Zellgrenzen, die vorher ganz deutlich waren, verschwinden jetzt fast vollständig. Diejenigen Zellen dieses Complexes, welche die Leibeshöhle begrenzen, werden wieder abgeplattet, so dass die Somatopleura in ihrer ganzen Ausdehnung gleich beschaffen ist und nicht mehr wie vorher in der Gegend der Flossenanlage verdickt erscheint. Die Zellen der Flossenanlage, welche an das Peritoneum grenzen, liegen nicht so dicht wie die unter dem Ectoderm direkt gelegenen, so dass sich ein Zustand herausbildet, ähnlich dem in der Bauchflosse (vgl. Fig. 16 und 24), wenn auch in verschiedener Weise.

Während der Wucherung in der Somatopleura tritt die Ectodermfalte (Fig. 14, *ef.*) der Flosse auf und zwar auf dieselbe Weise wie bei dem unpaaren Flossensaum, und nicht wie bei der Bauchflossenfalte. Dies lässt sich wohl dadurch erklären, dass zur Zeit, wo die Bauchflosse sich entwickelt, die Epidermis eine andere Beschaffenheit hat, als bei der viel früher sich entwickelnden unpaaren- und Brust-Flossenfalte. Die Faltenbildung im Ectoderm beginnt ungefähr in der Mitte (von oral nach caudal) der Flosse und schreitet parallel mit der Körperachse nach vorn und hinten fort. In mehreren Schnittserien von Stadien zwischen den in Fig. 11 und 14 abgebildeten, fand ich die in Entstehung begriffene Falte in nur wenig Schnitten. Oral und caudal von diesen waren viele Schnitte, die die Flossenanlage

trafen, aber die Falte nicht. Dies ist besonders hervorzuheben, da die Sache nicht ohne Bedeutung ist (s. p. 557) und Boyer und Corning angeben, dass die Entwicklung der Teleostierflosse wie die der Selachier stets von vorn nach hinten fortschreitet.

Wie Boyer bei Fundulus in Uebereinstimmung mit den neueren Befunden bei anderen Wirbelthierklassen nachgewiesen hat, sind Veränderungen in der Somatopleura schon zu Stande gekommen, ehe die Verdickung des darüber liegenden Ectoderms auftritt. Da die Angaben der früheren Autoren, wie Balfour (78) u. A. hiervon abweichen, so ist die Frage oft sehr eingehend discutirt worden. Möglicherweise hat man diesem Punkt mehr theoretisches Gewicht beigelegt, als er verdient. Es ist schwer, sich vorzustellen, dass ein kleiner Zeitunterschied im Auftreten zweier unabhängigen Strukturen die wichtige phylogenetische Bedeutung haben könne, die man ihr so häufig zuschreibt.

Am unversehrten Thier erscheint jetzt die Flossenanlage als ein Auswuchs der äusseren Bedeckung des Dottersackes und vollständig ohne Verbindung mit dem Rumpf. Die Ectodermfalte bildet den Gipfel des Auswuchses und ist beinahe parallel zur Körperachse gestellt. Die Falte convergirt kopfwärts ein wenig mit der der anderen Seite. Durch diese Convergenz wird bis zu einem gewissen Grade die Lage der ausgebildeten Flosse angedeutet (s. p. 563).

Auf dem Querschnitt (Fig. 14 und 16) ist die Flosse dreieckig. Die Basis dieses Dreiecks, die Somatopleura (*som.*), erstreckt sich fast horizontal über den Dottersack. Solche Querschnitte treffen auch die Cardinalvene (*v c.*), die dicht am Peritoneum und median zur Flossenbasis verläuft. Auch der Wolff-sche Gang (*w. g.*) verläuft durch den caudalen Theil dieser Gegend. Die vordere Grenze des Ganges fällt in die Mitte oder den caudalen Theil des vierten Segmentes (Fig. 21, 22 u. 32).

Während die Somatopleura in der eben beschriebenen Weise wuchert, erleiden auch die ersten Urwirbel gewisse Veränderungen. Obgleich dieselben eigentlich nichts mit der Entwicklung der Flosse zu thun haben, so liegen sie doch so in ihrer Nähe, dass sie von Anderen als an der Flossenbildung selbst betheiligt aufgefasst worden sind. Deshalb erscheint es angebracht, die Vorgänge

an den ersten Urwirbeln schon hier und vor der Beschreibung der Weiterentwicklung der Flosse abzuhandeln.

Am ersten bleibenden beginnend (Fig. 21 *my*[1].), entwickelt sich aus jedem der vorderen Urwirbel ein ventraler Auswuchs (*v u f.*). Der vorderste, nur rudimentär entwickelte und später schwindende Urwirbel (*my*[a].) bildet keinen solchen Fortsatz. Die Fortsätze sind solide Zellstränge undifferenzirten Muskelgewebes. Der vorderste (*v u f.*[1]) ist weniger stark entwickelt, als die folgenden und wächst hauptsächlich vom caudalen Ende der betreffenden Urwirbelkante. Der zweite (*v u f.*[2]) ist bedeutend grösser und kommt mehr von der Mitte des Urwirbels, während bei dem dritten die ganze ventrale Kante des Urwirbels sich zu betheiligen scheint. Der vierte hat denselben Typus wie der dritte, nur ist er etwas kräftiger. Caudal von diesem sind, in den ersten Stadien, die Fortsätze kaum entwickelt, obgleich sie bald danach auch hier auftreten. Die Bildung der Fortsätze schreitet somit von vorn nach hinten fort. Bei dem Wachsthum der Auswüchse in die Körperwand biegen sie alle nach vorn um, was schon vom ersten Beginn des Wachsthums an angedeutet ist. Corning hat die Form der einzelnen Fortsätze hauptsächlich beim Hecht beschrieben und abgebildet, der in dieser Beziehung an Oberflächenpräparaten leichter zu studiren ist, als der Lachs. Den vordersten Auswuchs hat er aber nicht gesehen, und sein Vorhandensein geläugnet. Jeder von uns hat die Fortsätze Muskelknospen genannt, eine Bezeichnung, die mir jetzt nicht ganz zutreffend scheint, wenn man unter Knospen solche Gebilde versteht, die bei den Selachiern durchweg oder beim Lachs in den anderen Flossen vorkommen. Die Fortsätze sind eher mit den ventralen Urwirbelfortsätzen zu vergleichen, aus denen die ventrale Rumpfmuskulatur hervorgeht. An Querschnitten sieht man, dass allein die Cutisplatte sich in den zweiten und dritten Urwirbelauswuchs fortsetzt (Fig. 13 *v u f.*[2]). Wie Maurer und Andere nachgewiesen haben, ist in der Regel auch die Muskelplatte an dem Aufbau der ventralen Urwirbelfortsätze betheiligt. Dies ist auch der Fall bei den weiter nach hinten gelegenen Auswüchsen des Lachses. Die eben erwähnte Ausnahme verdient um so mehr betont zu werden, als viele Forscher geneigt sind, der Cutisplatte die Fähigkeit abzusprechen, quergestreifte Muskeln zu bilden.

In Bezug auf das Verhalten zwischen Muskelplatte und Fortsatz bilden der dritte und vierte Fortsatz einen Uebergang zwischen den beiden ersten von der Muskelplatte nicht abstammenden und den hinteren mit der Muskelplatte deutlich zusammenhängenden Fortsätzen.

Der erste Fortsatz wird nie völlig ausgebildet. Der zweite und dritte verlängern sich stark, indem sie ventral und kopfwärts in die Pericardialregion der Leibeswand eindringen. Bei dem kopfwärts gerichteten Wachsthum folgt der eine Auswuchs dicht dem anderen (Fig. 22 und 31). Der vierte (*v u f.*[4]) wächst ebenfalls kopfwärts, geräth aber nicht so weit ventralwärts als wie die übrigen. Ihr Verlauf ist ein wenig ventral und lateral zum ventralen Ende der Urwirbel dicht an der Basis der Brustflosse (Fig. 17). Wenn auch dieser vierte Fortsatz nothwendiger Weise unter die Brustflosse auf der Strecke eines ganzen Muskelsegmentes gerathen muss, so dringt er doch nicht in die Flossenanlage ein, wie es bei den Muskelknospen der unpaaren und Bauchflossen geschieht. Er schliesst sich vielmehr dem zweiten und dritten Fortsatz an und bildet mit ihnen einen Muskelstrang, der sich von der Brustregion bis zum Zungenbein erstreckt. (Siehe Schema p. 565.) Der Theil des vierten Fortsatzes, der im Bereich der Flossenbasis gelegen ist, ist ein Zellstrang von etwas dichterer Beschaffenheit als das umgebende Mesenchym. Wenn seine Conturen auch nicht so scharf und bestimmt sind, so kann man seinem Verlauf trotzdem an Längs- oder Querschnittserien gut folgen. Es ist möglich, dass einzelne Zellen sich von der Peripherie dieses Zellstranges ablösen und mit dem Mesenchym der Flossen mischen, wie ja Boyer annimmt; jedenfalls hat der Strang als eine Zellmasse eine andere Bestimmung als in die Flosse einzutreten.

Kästner (92), der diesem Punkt seine Aufmerksamkeit gewidmet hat, hat seine Präparate nicht zutreffend interpretirt. So sagt Kästner mit Bezug auf die Forelle (p. 200): „Im Stadium mit 50—60 Ursegmenten, zur Zeit, wo der Embryo die ersten Bewegungen ausführt, erscheint nun auch die Anlage der Brustflossenmusculatur, sie entsteht aus der ventralen Myotomkante, wie Fig. 32 zeigt. Die Figur stellt einen Querschnitt dar durch die Gegend der Brustflossen von einem Embryo mit 57 Ursegmenten. An der linken Seite der Figur sieht man, wie der

ventrale Myotomfortsatz sich verdickt hat und ein Stück in die Anlage der Flosse hineinragt; auf der rechten Seite hat sich der ganze Fortsatz vom Myotom losgelöst und ist in die Flossenanlage hineingerückt.“ Ein ähnliches Bild hat auch Corning in seiner Fig. 3 dargestellt.

Meine eigenen Querschnittserien zeigen eine gleiche Anordnung. Fig. 14 entspricht der linken Seite Kästner's Fig. 32. Da er in seiner Figur keine Andeutung vom Wolff'schen Gang gegeben hat, schliesse ich, dass ein Querschnitt durch den oralen Theil des vierten Urwirbels dargestellt ist. Die rechte Seite liegt etwas mehr kopfwärts und trifft die Knospe vor ihrer Anheftung an den Urwirbel (vgl. Fig. 15, die dasselbe darstellt, aber einem späteren Stadium angehört).

Boyer's Darstellung von dem Verhalten der ersten Urwirbel bei Fundulus ist etwas verschieden. Der Unterschied zwischen dieser Species und Salmo ist offenbar auf die Thatsache zurückzuführen, dass bei Fundulus die Brustflosse mehr kopfwärts in der Gegend der vier ersten Myotome angelegt wird. Seine Figuren aber, besonders 40, 41, 42, nach Querschnitten durch das erste, zweite und dritte Somit, gleichen den Querschnitten von Salmo oral von der Flossengegend mehr als solchen Schnitten, die die Flossenanlage selbst getroffen haben. Der enge Zusammenhang der Myotome mit den Seitenplatten ist genau derselbe wie bei Salmo, wenn auch bei diesem die Brustflosse erst am hinteren Ende des zweiten Somiten beginnt.

Die weiteren Veränderungen, welche die ventralen Fortsätze erleiden, sind sehr einfach. Der erste ist alsbald nicht mehr als solcher nachzuweisen. Er scheint nur einzelne Mesenchymzellen zu liefern. Die folgenden drei Fortsätze fahren fort, sich zu verlängern und nach vorn zu wachsen. In dem in Fig. 22 abgebildeten Stadium hat der vorderste die Region des dritten Kiemenbogens erreicht, während er etwas später (Fig. 31) bis zum ersten Kiemenbogen sich erstreckt.

Die Fortsätze sind abgerundet an ihrem vorderen Ende. Während ihrer Verlängerung werden die Zellstränge, welche jeden einzelnen Fortsatz mit seinem Urwirbel verbinden, nach und nach langgezogen und verschwinden. Die drei verbreiterten Fortsätze vereinigen sich dann in sagittaler Richtung, um einen einzigen Zellstrang embryonaler Muskelzellen zu bilden, deren orales

Ende durch einen Strang von embryonalem Bindegewebe mit dem Zungenbein verbunden wird. Unterdessen tritt die Bindegewebs-Anlage des Deckknochens des Schultergürtels auf. Hier befestigt sich das caudale Ende des vierten Auswuchses oder des letzten der drei zur Bildung des Muskels verbrauchten Fortsätze. Der so entstandene Muskel ist Coraco-hyoideus von van Wyhe (83) und Dohrn (84); Retractor hyoidei von Owen (68); Sterno-hyoideus von Vetter (78) und Hyopectoralis von M^c^. Murrich (84) genannt worden. Beim erwachsenen Lachs behält der Muskel noch Spuren einer Segmentation in drei Abschnitte.

In der Entwicklung dieses Muskels zeigt Salmo eine auffallende Aehnlichkeit, einige unbedeutende Unterschiede abgerechnet, mit den Selachiern auf einer Seite und mit den Reptilien auf der andern. Nach van Wyhe (83, p. 16) verlängern sich bei Pristiurus die drei letzten Kopf- und die ersten Rumpfurwirbel ventralwärts, um kopfwärts abzubiegen und diesen Muskel zu bilden. Van Bemmelen (89) giebt eine ähnliche Darstellung von der Eidechse, wo die fünf ersten Urwirbel Fortsätze bilden, die sich ventralwärts zu einem Zellstrang vereinigen und nach der Kiefergegend auswachsen[1]). In beiden Fällen, bei Pristiurus und Lacerta, liegt die vordere Extremität caudal von dieser Gegend. Die Extremität bezieht ihre Muskelknospen von Urwirbeln, die nicht zur Bildung des M. coraco-hyoideus beitragen. Die Zahl der vor der vorderen Extremität (Brustflosse) bei Salmo gelegenen Myotome ist gegen die bei Selachiern und Reptilien verkleinert, so dass es den Anschein hat, als sei die Extremität nach dem Kopf zu gewandert. Die Beziehung zwischen M. Coraco-hyoideus und Brustflosse in solchen Arten wie Cybium, wo die Flosse weiter caudalwärts und Fundulus, wo sie weiter kopfwärts als bei Salmo entsteht, dürfte vielleicht zur Aufklärung dieser Frage dienen.

Von den Fortsätzen des ersten, zweiten, dritten und vierten Urwirbels ist jetzt das Nöthige ausgeführt worden. Der Fort-

---

1) Corning (95) hat neulich die Angaben van Wyhe's und van Bemmelen's über die Zungenmuskulatur bestätigt und auch neue Einzelheiten beschrieben. Besonders eingehend ist Mollier's (95) Beschreibung der ersten Urwirbel resp. ventralen Fortsätze bei Lacerta.

satz des fünften Urwirbels (Fig. 14), den man ebenfalls in der Gegend der Brustflosse findet, tritt nicht in den M. coraco-hyoideus ein. Dieser Fortzatz wächst, wie der nächst nach vorn liegende von der ganzen ventralen Kante seines Urwirbels gegen die Flossenanlage hin; aber er wächst nicht so weit kopfwärts wie die vorderen (Fig. 21). Er schnürt sich allmählich von seinem Urwirbel ab und bei 35 Tage alten Embryonen findet man ihn als einen gesonderten, aber nicht deutlich abgegrenzten Zellstrang, der an der Basis der Flosse liegt (Fig. 18). Dieser Zellstrang nimmt, trotzdem man es seiner Lage nach erwarten könnte, keinen wesentlichen Antheil an dem Aufbau der Flossenmuskulatur. Er ist nämlich noch als gesonderter Zellstrang nachzuweisen zu Zeit ihrer ersten Differenzirung (siehe p. 558). Was aus diesem Strang wird, habe ich nicht entdecken können (vergl. p. 556). In dem in Fig. 19 abgebildeten Stadium ist er nicht mehr aufzufinden. Es ist wohl möglich, dass er sich mit dem Fortsatz des sechsten Urwirbels verbunden hat, da von Anfang an die zwei Fortsätze eng an einander gelagert sind. Ursprünglich war dieser fünfte Fortsatz, aller Wahrscheinlichkeit nach, auch ein Bestandtheil des M. coraco-hyoideus, der späterhin aber, als die Flosse nach vorn rückte, seine Funktion verlor und dann nicht mehr aus seiner Anlage fertig gebildet wurde [1]).

Die Urwirbel, die hinter der Flossenanlage liegen, bilden ebenfalls ventrale Auswüchse. Auch diese wachsen über den Dottersack nach der späteren Bauchseite zu; aber nicht in Form gesonderter Fortsätze, wie bei den Urwirbeln, die den M. coraco-hyoideus liefern, sondern vereinigt zu einem Blatt von Muskelgewebe, das allmählich über den Dottersack wachsend, schliesslich die ganze Bauchseite umwächst. Das ist der „ventrale Urwirbelfortsatz“ von Maurer (91), aus dem die ventrale Rumpfmuskulatur hervorgeht. Der nächste, caudal von der Flossenanlage liegende Urwirbel, d. h. der sechste, weist zuerst Spuren dieses Vorganges auf. Er bildet seinen Fortsatz kurz nach der Zeit, wo die Fortsätze für den M. coraco-hyoideus ent-

1) Corning (95, p. 170) schreibt mir irrthümlich zu, dass ich den M. coraco-hyoideus aus den fünf vordersten Urwirbelfortsätzen hervorgehen lasse. Das wäre nur richtig, wenn man den disintegrirenden Fortsatz des ersten Urwirbels und den des fünften mitrechnete, was für den jetzt lebenden Lachs aber nicht zutrifft.

stehen (Fig. 32). Der Fortsatz hat eine dreieckige Gestalt. Die folgenden fangen beträchtlich später an zu wachsen, und zwar der Reihe nach so, dass die caudalen nie einen so langen Fortsatz haben, wie die dem Kopf näher gelegenen.

Wenn man nun Embryonen von 18—20 mm Länge, an denen die ventrale Muskellamelle schon beträchtlich verlängert ist, von der dorsalen Seite betrachtet, so sieht man, dass die ventrale Wachsthumskante von jeder Seite eine schräge, leicht gebogene Linie auf dem Dottersack bildet, die kopfwärts am weitesten von der Mittelebene liegt und sich nach der Brustflosse zu dem Körper nähert. Vor dem Auftreten ihrer Fortsätze sind die Urwirbel, welche die Muskellamelle bilden, im Profil leicht V-förmig gebogen (Fig. 32). Die Spitze des Winkels ist gegen den Kopf des Embryo gerichtet (vergl. p. 513). Wenn nun das Wachsthum um den Dottersack beginnt, wird jeder Urwirbel brüsk kopfwärts gebogen, anstatt dass er sich in der Richtung seiner ventralen Hälfte schwanzwärts verlängert. Dadurch ist jetzt jedes Intermuskularseptum doppelt, d. h. S-förmig gebogen. Was den feineren Bau dieser Lamellen betrifft, so ist nichts neues darüber anzugeben. Beide Urwirbelplatten, d. h. Muskelplatte und Cutisplatte nehmen an ihrem Bau Theil. Am äusseren Ende des Fortsatzes bleibt das Gewebe undifferenzirt und sorgt für das weitere Wachsthum. Muskelfibrillen entstehen bald. Um die viel discutirte Frage zu entscheiden, ob ausschliesslich die Zellen der inneren (Muskel-)Schicht des Fortsatzes Muskelfasern bilden, oder ob auch die äussere (Cutis-)Schicht sich daran betheiligt, fehlen mir beweisende Beobachtungen.

Beim Auswachsen dieser ventralen Muskellamelle ist die Wachsthumsrichtung so stark nach vorn beibehalten, dass sie gerade ventral (oder, wenn man den Embryo mit Dottersack betrachtet, lateral) von der Flossenanlage sich erstreckt. Der Schultergürtel wird schliesslich erreicht, der zum grössten Theil als vorderer Ansatz dieser Muskelschicht dient.

Durch fortgesetztes Wachsthum der Muskellamelle über den Dottersack hinaus und durch den graduellen Schwund des letztern, treffen sich die beiderseitigen Lamellen schliesslich an der Bauchmittellinie zusammen. Da inzwischen der M. rectus abdominis (Harrison 94, 2) von der wachsenden Kante gebildet

wird, so werden die Muskellamellen beiderseits durch diese gracilen Muskelstränge zeitlebens von einander getrennt.

Die äusserst ventral gelegenen Fasern der Muskellamellen heften sich nicht an den Schultergürtel an. Sie wachsen weiter nach vorn und bedecken den M. coraco-hyoideus von aussen und erreichen auch den Zungenbeinbogen. Dieses Wachsthum findet sehr spät statt, da bei Embryonen nach dem Schwund des Dottersacks der Vorgang noch nicht ganz abgelaufen ist.

Während der bei weitem grösste Theil der ventralen Rumpfmuskulatur, ventral zur Brustflossenbasis nach vorn wächst, wächst ein Strang dorsal der Flossenbasis nach vorn zu. In meiner vorläufigen Mittheilung gab ich an, dass dieser Strang aus dem Fortsatz des fünften Urwirbels hervorging. Bei genauerer Nachuntersuchung kann ich diese Angabe nicht mehr aufrecht erhalten, da der Vorgang nicht continuirlich zu verfolgen ist.

Dieser Muskelstrang hat lange Zeit noch keinen festen Ansatz, sondern endet frei etwas ventral zur dorsalen Rumpfmuskulatur und zwischen ihr und dem vorderen Theil der Flossenbasis. Bei 120 Tage alten Embryonen hat der Strang den Schultergürtel noch nicht erreicht. In meiner ersten Mittheilung sprach ich die Vermuthung aus, dass dieser Muskel vielleicht in die dorsale Rumpfmuskulatur übergehe. Seitdem habe ich nachweisen können, dass er noch beim erwachsenen Lachs als ein besonderer Muskel dargestellt werden kann, der caudal dicht hinter der Flosse aus der Rumpfmuskulatur sich absetzt und deutlich von dieser getrennt, kopfwärts oberhalb der Anheftung der Flosse im Schultergürtel endet. Innervirt wird dieser Muskel vom vierten und fünften Rückenmarksnerven.

Nach dieser Schilderung der Entwicklungsvorgänge in den Urwirbeln der Brustflossenregion kehre ich zu der Beschreibung der weiteren Entwicklung der Flosse selbst zurück.

Das Mesenchym der Flosse wuchert sehr schnell; jeder Schnitt zeigt eine grosse Zahl von Mitosen. Die Zelltheilung scheint nicht auf eine bestimmte Region der sich vermehrenden Zellmassen beschränkt zu sein. Die Zunahme des Gewebes der Flosse verursacht eine Formänderung, so dass ungefähr fünfzehn Tage nach dem Erscheinen der Verdickung der Somatopleura der freie Rand der Flosse über das Niveau der dorsalen Kante der Myotome hinausragt. Die Basis der Flosse verlängert sich nicht

im gleichen Maasse wie der freie Rand, hält vielmehr gleichen Schritt mit dem Wachsthum der Myotome. Die ganze Flosse wird wie die Bauchflosse fächerartig. Die genauen topographischen Beziehungen zwischen Flosse und Myotomen ist in diesen späteren Stadien nur schwer zu bestimmen, da die Oberfläche der Myotome nicht allein gebogen ist, sondern die Grenzen zwischen den Myotomen nach der Medianebene zu sich weiter kopfwärts erstrecken als aussen. Die Myotome sind kopfwärts abgeschrägt, sie fallen nach innen nicht senkrecht ab, sondern jedes schiebt sich eine Strecke weit unter das vorhergehende vor. In Fig. 32 sind die Urwirbel bei der tieferen Einstellung gezeichnet.

Die Differenzierung des Mesoderms der Flosse beginnt um ungefähr den fünfunddreissigsten Tag (Fig. 18). Wie in der Bauchflosse, so erscheint auch hier eine centrale Anhäufung von Zellen als Anlage des knorpeligen Skelet. Die Abgrenzung der Knorpelanlage (*kn pl.*) tritt auf, ehe eine wirkliche histologische Differenzirung beginnt. — Auf beiden Seiten der Knorpelanlage ist dicht dem Ectoderm ein mehrschichtiges Lager von Zellen angegliedert, aus dem die Muskeln hervorgehen. Die drei Zellmassen, in denen die Zellgrenzen nicht zu erkennen sind, sind durch unregelmässige Spalten, die von Protoplasmafortsätzen durchzogen werden, von einander getrennt.

Die ersten Spuren der Trennung dieser verschiedenen Gewebsanlagen, wie auch der später auftretenden Differenzirung, sind in dem mittleren Theil der Flossenanlage zu finden. Von da aus schreiten die Sonderungs- resp. Differenzirungsvorgänge oral und caudal fort. In dieser Hinsicht wie auch bei der Entwicklung der Ectodermfalte stehen meine Angaben denen Boyer's und Corning's gegenüber. Die von diesen Forschern aufgestellte Regel halte ich daher nicht für zutreffend, sie ist nur in Bezug auf die Entwicklung der Urwirbelfortsätze, die aber nicht in die Flossenanlage eintreten, richtig. Einige Tage später als die Spaltung, gegen den siebenunddreissigsten bis vierzigsten Tag, tritt in der centralen Zellmasse Gewebsbildung auf (Fig. 19). Der Knorpel entsteht (*kn pl.*). Daraus resultirt eine breite dünne Platte der Form der Flosse entsprechend peripher abgerundet; den freien Rand der Flosse erreicht diese Knorpelplatte jedoch nicht. Sie wächst ventral und oral in den Rumpf und zu einem dünnen Stabe aus.

Während der Bildung des Knorpels tritt auch in dem Zell-

lager zwischen Knorpel und Ectoderm die erste Andeutung einer Umbildung zu Muskelzellen und Muskelgewebe auf. Bei der Besprechung dieses Stadiums sagt Kästner (92) „während des Wachsthums wird die Muskelanlage in zwei Theile gespalten, von denen der eine medial, der andere lateral von der central gelegenen Sceletanlage sich befindet. Die Zellen der Muskelanlage wachsen allmählich parallel der Sceletanlage aus, so dass Querschnitte durch den Embryo die Muskelfasern längs treffen." Wie ich schon oben gezeigt habe, hat die von Kästner beschriebene Muskelanlage ein anderes Schicksal. Die Muskelanlagen der Flosse entstehen nach meinen Beobachtungen nicht aus Abkömmlingen der Muskelknospen, sondern als Differenzirungen des Mesenchyms der Flosse. Kästner führt übrigens keine Beobachtungen an, wodurch seine Ansicht gestützt würde, sondern hält sie nach den bei Selachiern gemachten Erfahrungen für zutreffend. Wenn man aber continuirlich der Entwicklung des Mesenchyms der Flosse von der Zeit, wo die Somatopleura verdickt wird, folgt, bis zur Zeit, da die Muskeln sich differenziren, so wird man finden, dass das Mesenchym unter dem Ectoderm in allen Stadien ein continuirliches Zelllager darstellt, das die Flossenanlage ganz ausfüllt. Tritt die Differenzirung auf, so liegen die embryonalen Muskelzellen genau an derselben Stelle, wo in wenig Tage jüngeren Embryonen nur Mesenchym zu finden war. Die Muskelfortsätze des vierten und fünften Myotoms ziehen unter der Basis der Flosse hin und kommen deshalb auf der medianen Seite der Flosse dicht an das Mesenchym heran. Selbstverständlich kann man, wie auch schon oben hervorgehoben wurde, nicht mit Gewissheit sagen, ob nicht isolirte Zellen des Fortsatzes des Myotoms in das Gewebe der Flosse einwandern. Sicherlich aber schieben sich keine bestimmten und geschlossenen Zellmassen aus den Urwirbeln in die Flosse vor.

Nur der Fortsatz von dem fünften Segment hat keine nachweisbare Bestimmung. Es muss zwar zugegeben werden, dass seine Lage an der Basis der Knorpelplatte der Flosse, wo er auch in Berührung mit dem Gewebe steht, aus dem die Muskulatur der inneren Flossenseite hervorgeht, verdächtig ist (Fig. 18). Die dort entstehende Muskulatur ist aber als selbstständiger, abgegrenzter Zellhaufen nachzuweisen, ehe der Fortsatz als solcher verschwindet. Wenn er an dem Aufbau der Muskeln

theilnimmt, so kann er nur einen späteren Zuwachs dazu liefern. Sicher ist es, dass der grösste Theil dieser Muskeln unabhängig von ihm sich entwickelt.

Weiterhin ist das Muskellager, welches sich auf der vom Rumpf abgewandten Seite des Knorpels entwickelt, weit entfernt von den Fortsätzen der Urwirbel, und gerade dieser Umstand bestimmt mich zu dem Schluss, dass wenigstens dieser Muskel sich ganz im Mesenchym bildet. Selbst auf der anderen Seite des Knorpels muss auf jeden Fall das Gewebe, woraus Muskeln entstehen, fast ganz mesenchymatisch sein.

Das erste Zeichen der beginnenden Muskelbildung besteht, wie schon bei den unpaaren Flossen angegeben wurde, in der Verlängerung der Zellkerne in der Richtung der künftigen Längsachse des Muskels und in der Vermehrung des Zellprotoplasmas (Fig. 19). Im Gegensatz zu der Bauchflosse entwickelt sich die Muskulatur der Brustflosse als eine continuirliche Masse auf jeder Seite des knorpeligen Skeletts. So entsteht auf der Körperseite der Flosse ein primitiver Adductor (*m. add.*) und auf der freien Seite der Flosse ein primitiver Abductor (*m. abd.*). Die Sonderung in eine oberflächliche und eine tieferliegende Muskelschicht findet erst später durch Spaltung statt.

Am fünfzigten Tag kann man in beiden Muskeln deutliche Fibrillen erkennen. Diese Fibrillen ziehen von der Peripherie vorzugsweise oral und ventral; jedoch weichen sie fächerartig auseinander, entsprechend der Form der Knorpelplatte.

Um diese Zeit hat sich nur ein gewisser Theil der Zellen des Mesenchyms in der Flosse zu Muskeln entwickelt. Jenseits der Grenzen des knorpeligen Skeletts, der ganzen Flossenperipherie entlang, liegen Mesenchymzellen, aus denen Hornfäden und Flossenstrahlen hervorgehen (Fig. 19 und 20 *skbl.*) Eine Abgrenzung dieser Zellen von den Muskelmassen besteht in diesem Stadium nicht. Ausser diesen Zellen liegen am cranialen Ende der Flosse eine Anzahl von undifferenzirten Zellen vor den Muskeln zwischen dem primitiven Adductor und dem Ectoderm der entsprechenden Flossenseite (Fig. 19).

Einige Tage nach dem Auftreten der Muskelfibrillen zerfällt jeder der primitiven Flossenmuskeln in zwei Lagen (Fig. 20). In den Spalten zwischen den nun entstandenen oberflächlichen und tiefen Muskeln liegen nur wenige Bindegewebszellen. In

meinen vorläufigen Mittheilungen war ich noch der Ansicht, dass nur die Abductoren auf diese Weise entständen. Von dem Adductor superficialis gab ich damals an, dass er sich von den Zellen ableite, die zwischen dem primitiven Adductor und dem Ectoderm verblieben waren. Diese Zellen gehen thatsächlich zu einem grossen Theil in diese Muskelmasse über. Die beiden Muskellagen sind aber in diesen frühen Stadien noch nicht gegen einander abgesetzt, sondern bilden sich durch Spaltung der ursprünglich soliden Muskelmasse.

Auf der Abductorenseite der Flosse bleibt lange, nachdem der Muskel deutlich abgegrenzt ist, eine beträchtliche Anhäufung undifferenzirter Zellen zurück (Fig. 20 *m. arr.*). Gegen den sechzigten Tag wird diese Zellmasse cylindrisch und wandelt sich in den M. arrector um.

Somit sind die Anlagen aller der wichtigsten Bestandtheile der Flosse vorhanden. Ihr Verhalten wird in Fig. 20 veranschaulicht. Diese stellt einen Frontalschnitt durch die Flossenbasis der rechten Körperseite dar. Caudal erstreckt sich der freie Rand weit von der Basis heraus, entsprechend der Fächerform der Flosse in diesem Stadium. Die Nerven waren in dem abgebildeten Schnitt nicht alle enthalten, sondern sind nach einigen weiter ventral gelegenen Schnitten hineingezeichnet.

Die Nerven in der Brustregion sind schon zu sehen, bevor irgend welche Differenzirung der Gewebe der Brustflosse oder des M. coraco-hyoideus aufgetreten ist. Den Verlauf der Nervenfasern kann man aber in jungen Stadien freilich nicht so einfach und deutlich erkennen als später. Drei Spinalnerven bilden einen Plexus, um den M. coraco-hyoideus und die Brustflosse zu versorgen. Die beiden ersten vereinigen sich; weiterhin tritt der dritte dazu. Die Abgangsstelle des Nerven für den M. coraco-hyoideus unterliegt kleinen individuellen Variationen. In einigen Fällen kommt er aus dem Plexus, bevor der dritte Spinalnerv in den Plexus eingetreten ist, in anderen Fällen dicht nach der Vereinigung des dritten Nerven mit dem ersten und zweiten. Die Beziehung zwischen diesen Nerven und den Myotomen kann man besonders deutlich an siebzig bis achtzig Tage alten Embryonen erkennen (siehe Schema p. 565). Um diese Zeit ist das vorderste, schon in der Anlage rudimentäre Myotom bis auf die

oben erwähnten Ausnahmefälle (siehe Anmerkung p. 546) völlig verschwunden. Das Primordialcranium hat sich so weit entwickelt, dass es das erste bleibende Myotom von dem Gehirn abgedrängt hat. Das Myotom kommt jetzt in die Gegend der knorpeligen Ohrkapsel, während es an dreissig Tage alten Embryonen noch weit davon ablag.

Für das erste zu dieser Zeit aufzufindende Myotom ist weder Nerv noch Spinalganglion entwickelt. Das Myotom liegt in der That in der Kopfregion und ihm gegenüber liegen die dicken Wurzeln des Vagus. Das dritte bleibende Myotom ist das erste, welches einen vollständig entwickelten Spinalnerv mit dorsalen und ventralen Wurzeln und einem Spinalganglion besitzt. Das Ganglion dieses Nerven ist um diese Zeit etwas kleiner als die folgenden. Dem zweiten Myotom entsprechend findet man einen Nerven, der meist nur eine ziemlich starke Ventralwurzel hat und den motorischen Nerven dieses Segmentes darstellt. Bei einigen Embryonen, die vierundachtzig Tage nach der Befruchtung alt geworden waren, hatte dieser Nerv sowohl eine dorsale als eine ventrale Wurzel. Bei einem Exemplar fand sich auch ein aus wenig grossen Zellen bestehendes Ganglion. Bei einem anderen gleich alten Exemplar lag auf einer Körperseite eine einzige Ganglionzelle, während auf der anderen Seite weder Zellen noch sensible Wurzel nachgewiesen werden konnte. Bei einem noch anderen, neunzig Tage alten Embryo waren weder dorsale Wurzeln noch Ganglienzellen zu finden. Wenn dagegen weit jüngere Stadien untersucht wurden, so fand sich jedesmal der erste Spinalnerv stets von demselben Bau als die übrigen. Sein Ganglion war ganz deutlich, wenn auch nicht so grosss als wie bei den ächten Rückenmarksnerven. Demgemäss ist dieser zum zweiten Myotom gehörige Nerv, der mit dem Hypoglossus (Owen und andere vergleichende Anatomen) identisch ist, der Entwicklung nach einem Rückenmarksnerven homolog [1]).

Beim erwachsenen Lachs hat der Nerv seine sensible Wurzel und das Spinalganglion verloren, wie dies Froriep (82 und 83) zuerst vom Hypoglossus der Amnioten gezeigt hat. Bei den höheren Vertebraten vereinigen sich aber,

1) Bei den oben erwähnten Embryonen konnte ich keine Verbindung zwischen Hypoglossus und erstem Rückenmarksnerv wie beim erwachsenen Lachs nachweisen.

wie z. B. bei den Vögeln, vier Nerven zu einem gemeinschaftlichen Stamme, während bei Schaf und Rind drei Nerven zu dem späteren Hypoglossusstamme zusammentreten.

Der Verschmelzungsprocess mehrerer Nerven zum Hypoglossus ist aber bei den Teleostiern schon angedeutet. Die beiden ersten Nerven, der Hypoglossus und der erste eigentliche Rückenmarksnerv, verlassen den Wirbelcanal durch eine einzige Oeffnung zwischen dem Occipitale und dem ersten Wirbel. Kein Wirbelbogen, weder in der Form des Vorknorpels noch des Knochens trennt die beiden Nerven. Somit steht der Umbildungsprocess von Rückenmarks- zum Kopfnerven bei den Teleostiern auf niederer Stufe als bei den Amnioten.

Der Verlauf der Nerven in der Flosse selbst wird aus der Fig. 20 verständlich. In diesem Stadium theilt sich der Sammelnerv des Plexus, nachdem er einen Zweig an den M. coraco-hyoideus[1]) abgegeben, an der Flossenbasis in zwei Zweige. Ein Zweig verläuft zwischen dem oberflächlichen und tiefer liegenden Adductor. Der andere Zweig läuft ventral und oral von den Adductorenmuskeln durch die Knorpelplatte hindurch, innervirt den M. arrector, den tiefliegenden Abductor und den oberflächlichen Abductor. In diesem Stadium kann man auch die Eintrittsstelle des Zweigs von dem vierten Spinalnerv (*n. sp.*[4]) in den M. adductor superficialis finden. Man findet demgemäss schon um diese Zeit fast dieselbe Anordnung der Nerven, wie später beim erwachsenen Thier.

---

1) Die Innervation des M. coraco-hyoideus ist in Bezug auf die Art seiner Entwicklung ungemein interessant. Wie oben nachgewiesen wurde, entsteht der Muskel aus ventralen Knospen des zweiten, dritten und vierten Myotoms. Die den Myotomen entsprechenden Nerven, d. h. Hypoglossus und die beiden ersten Rückenmarksnerven geben ihm motorische Fasern ab. Ob auch der dritte Spinalnerv diesen Muskel versorgt, ist sehr zweifelhaft. Die beim Embryo nachgewiesene Wanderung dieses Muskels kann in gleicher Weise beim erwachsenen Thier durch die lange extramuskuläre Strecke seines Nerven erkannt werden. Schon Mc Murrich schloss aus dem Aufbau der Nerven, dass der Coraco-hyoideus bei Amiurus mehreren Körpersegmenten angehören müssen. Meine embryologischen Untersuchungen beweisen die Richtigkeit dieser Vermuthung und erhärten das von M. Nussbaum (94, 1) vor kurzem formulirte Gesetz, dass der extramuskulare Verlauf eines Nerven den Weg kennzeichnet, den die Muskelanlage von ihrem Mutterboden aus genommen hat.

Wenn nun alle diese Veränderungen in der embryonalen Flosse abgelaufen sind, hat diese noch Fächergestalt. Nach dem Auskriechen aus dem Ei dient die Flosse dem jungen Fisch dazu, in seiner Umgebung Strömungen im Wasser zu erzeugen.

Von da an wächst alles sehr schnell. Das Knorpelskelet und die Muskeln dringen ventral und oral wie bei der Bauchflosse in die Leibeswand ein, zwar so, dass auf der Aussenseite der Flosse der Arrector und der oberflächliche Abductor sich beträchtlich verlängern, während der tiefgelegene Muskel relativ kurz bleibt. Auf der Innenseite der Flosse betrifft die Verlängerung vorzugsweise den oralen Theil beider Adductoren. Bei diesem oral und ventral gerichteten Auswachsen des Adductor superficialis wird der vorher freiliegende Hauptstamm des Nerven von dem Muskel überdeckt. Dadurch werden die Lagerungsverhältnisse von Muskeln und Nerven beim erwachsenen Thier herangebildet. Der Nerv zieht durch den M. adductor superficialis hindurch, um die Aussenseite der Flosse zu erreichen.

Während des Wachsthums der Flosse treten die Flossenstrahlen auf. Die Muskeln, namentlich auf der Adductorenseite, werden in Bündel zerlegt. Jeder Strahl ist mit dem ihm zugehörigen Muskelbündel durch eine Sehne verbunden. Der Muskel bekommt dadurch das blättrige Gefüge, das beim erwachsenen Thier schon beschrieben worden ist. Dadurch wird die Theilung in einen oberflächlichen und tiefen Adductor bis zu einem gewissen Grade verwischt.

Während der Dotter aufgezehrt wird, rückt die Flosse ventralwärts. Zuerst standen beide Flossen in einer nur von der Rückseite des Embryo sichtbaren Frontalebene. Schwindet der Dotter, so wird die Leibesgestalt in dieser Region abgeplattet. Die Flossen müssen, ohne dass sie sich von ihrer ursprünglichen Anheftungsstelle irgendwie auffällig entfernen, durch die Bewegung der Leibeswand aus der ursprünglichen dorsalen Horizontalebene in symmetrisch gelegene Sagittalebenen gelangen. Man kann dies leicht zur Anschauung bringen, wenn man auf einem Stück Papier die ursprüngliche Flossenlage einträgt und die beiden seitlichen Ränder des Blattes nach abwärts biegt. Dabei ersieht man auch, dass die in der anfänglichen Lage gegeneinander cranial convergirenden Flossen nach dem Schwund des Dotters in der secundären Lage caudal convergiren, weil sie

nunmehr nicht mehr von der dorsalen sondern von der ventralen Seite gesehen werden können. Während dieser Zeit der Flossenverlagerung macht die Drehung der Flosse weitere Fortschritte. Beim erwachsenen Lachs ist die Flosse in einer schrägen Richtung an der seitlichen Leibeswand befestigt. Sie nähert sich mit ihrem caudalen Ende der Mittellinie unter einem Winkel von 45⁰. Dadurch ist die Brustflosse in ungefähr dieselbe relative Lage gebracht worden wie die Bauchflosse — nur geht ihre Drehung nicht ganz so weit.

Die Flossenstellung variirt bei den verschiedenen Knochenfischen ganz beträchtlich. In einigen Fällen beträgt die Drehung ganze 90⁰ Grad, so dass die Basis der Flosse senkrecht zur Körperachse verläuft.

Diese Rotation der Flosse erklärt es, weshalb die Fasern des Adductor superficialis zum Theil caudal und ventral verlaufen, während die übrigen Fasern mehr parallel zur Leibesachse gestellt sind als beim Embryo, wo sie alle fast senkrecht zur Leibesachse verliefen.

Zusammenfassung.

Die Brustflosse entsteht als eine Verdickung der Somatopleura. Muskelknospen treten, wie es bei den anderen Flossen geschieht, nicht in dieser Flossenanlage ein.

Die Urwirbel der Brustflossengegend lassen je einen Auswuchs von der ventralen Kante hervorsprossen. Die Auswüchse sind nicht als Muskelknospen zu betrachten, sondern als homolog mit den ventralen Urwirbelfortsätzen, aus denen die Bauchmuskulatur hervorgeht.

Die vorderen von diesen Auswüchsen bilden den M. coracohyoideus, einen Muskel, der von dem Schultergürtel bis zum Zungenbein sich erstreckt.

Die caudal gelegenen Auswüchse bilden die ventrale Rumpfmuskulatur.

Einer derselben, der fünfte, nimmt an dem Aufbau von diesen Muskeln keinen nachweisbaren Antheil. Er gelangt an die Basis der Flosse und verschwindet nachher. Er bildet aber auch nicht die Flossenmuskulatur, denn diese ist schon abgegrenzt, ehe der fünfte Urwirbelfortsatz verschwunden ist.

Wie aus der Art des Wachsthums der Flosse, durch die Vermehrung des Mesenchyms zu schliessen ist, gehen die Muskel-

anlagen und das knorpelige Skelet aus einer einheitlichen Anlage hervor. Die oberflächlichen und tiefer liegenden Muskeln auf jeder Seite der Flosse entstehen durch Spaltung einer zuerst einfachen Masse.

In die Flosse treten die vier ersten Spinalnerven ein, nachdem sie sich zu einem Stamm vereinigt haben. Dieser giebt auch einen Ast zum M. coraco-hyoideus. Der erste der zur Flosse gelangenden Spinalnerven gehört genetisch zum zweiten Urwirbel. Der Nerv hat aber beim erwachsenen Thier nur eine ventrale Wurzel, obgleich in jungen Embryonen eine dorsale Wurzel sowie einige dazu gehörende Ganglienzellen vorhanden sind. Der Nerv ist mit dem N. hypoglossus zu vergleichen. Er verlässt die Wirbelsäule zwischen Os occipitis und erstem Wirbel und begleitet somit den ersten ächten Spinalnerven.

Ausser diesem eben erwähnten Hauptnervenstamm gehen vom fünften und sechsten Spinalnerven Zweige, die einen secundären Plexus bilden, zur Flosse. Der fünfte Spinalnerv versorgt mit einem Ast zum Theil den M. adductor profundus, der aber auch aus dem Hauptplexus motorische Fasern erhält.

Schema des Verhaltens der Urwirbel resp. ihrer Fortsätze und der Nerven in der Brustflossenregion.

Urwirbel im Embryo	Segment im Erwachsenen	Ventraler Urwirbelfortsatz	Somatopleura	Nerv	Verlauf der Nerven
a	Nur Mesenchym	Fehlt	Verdickung der Pericardialgegend	?	—
1	I. Occipital	Mesenchym		?	—
2	II. Occipital	M. cor.-hyoideus		Hypoglossus	Plexus pectoralis
3	I. Rumpf	M. cor.-hyoideus	Gegend der Brustflosse. Pectoralplatte	1. Spinal	Plexus pectoralis
4	II. Rumpf	M. cor.-hyoideus		2. Spinal	Plexus pectoralis
5	III. Rumpf	Verbindet sich mit dem nächstfolgenden (?)		3. Spinal	Plexus pectoralis
6	IV. Rumpf	Wächst unterhalb der Flosse weit nach vorn. Bauchmuskulatur.	Keine besondere Verdickung	4. Spinal	Sekundärer Plexus. Zweig an M. add. s.
7	V. Rumpf	Bauchmuskulatur		5. Spinal	Sekundärer Plexus. In der Flosse nur sensibel
8	VI. Rumpf	Bauchmuskulatur		6. Spinal	Rumpfmuskulatur
9	VII. Rumpf	etc.		etc.	etc.

Vergleichende und resumirende Betrachtungen.

Nach der voraufgehenden Beschreibung weichen die verschiedenen Flossen des Lachses nicht unbeträchtlich in ihrem Entwicklungsgange von einander ab. In demselben Maasse, wie sie sich von einander unterscheiden, haben sie dann auch weitgehende Unterschiede von dem primitiven Entwicklungsmodus der Selachierflosse. Bei den Selachiern aber haben sowohl paarige wie unpaarige Flossen trotz verschiedener Abweichungen von einander so viele fundamentale Vergleichungspunkte, dass man nicht daran zweifeln kann, wie hier zwei homodyname Bildungen vorliegen. Wenn demgemäss die unpaaren Flossen der Teleostier in ihrer Entwicklung der der Selachierflosse näher kommen, als die paarigen Flossen und wenn die Bauchflosse der Teleostier mehr als die Brustflosse und weniger als die unpaaren Flossen dem allgemeinen Aufbau der Selachierflosse folgen, so scheint der Schluss gerechtfertigt, dass die unpaarigen und die bauchständige Flosse der Teleostier aufeinanderfolgende Stadien darstellen, an denen man verstehen lernen kann, wie sich die Abänderung in der Entwicklung der Brustflosse bei den Teleostiern und vielleicht der Extremitäten höherer Wirbelthiere vollzogen hat.

Die eben betonten Unterschiede beruhen wesentlich in der Verschiedenheit des Ursprungs der Extremitätenmuskulatur. Die Muskeln der Selachierflosse leiten sich von Knospen bereits segmentirter Körpermuskulatur ab und geben den Flossen eine gleichfalls metamerische Anordnung, die beim Embryo deutlich ausgeprägt, beim erwachsenen Thier aber in hohem Grade verwischt ist. Die Muskelknospen behalten aber ihre Selbständigkeit bis zum Auftreten des Knorpelskelets, dass ebenfalls, trotz der Concentration an der Basis, Spuren einer Metamerie erkennen lässt. Dadurch wird, wie Rabl (92) zuerst hervorgehoben hat, die einfache numerische Beziehung in der Zahl der Strahlen an der ausgebildeten Flosse und der bei ihrem Aufbau betheiligten Myotome verständlich. Wenn nun Muskelzellen benachbarter Muskelknospen, wie Mollier (93) zuerst gezeigt hat, miteinander anastomosiren, so muss man darin den ersten Schritt erkennen, die aus den verschiedenen Körpersegmenten abstammenden Elemente zu vereinigen, so dass die Extremität dadurch einen

einheitlichen Charakter gewinnt. Dabei aber bleibt die Sonderung der embryonalen Muskelzellen und des Mesenchyms nach den vorliegenden Beobachtungen bestehen. Die Muskelknospen bilden nur Muskeln und das Mesenchym nur Knorpel und Bindegewebe.

Untersucht man nun die unpaaren Flossen des Lachses, so gleicht ihre Entwicklung in hohem Grade dem bei den Selachiern festgestellten Typus. Jede Muskelknospe bewahrt soweit ihre Individualität, als aus ihr nur ein einziger Muskel, der Erector des betreffenden Segmentes entsteht. Die anderen Bestandtheile entwickeln sich nach ganz bestimmten Relationen zu den Muskelknospen. Die Metamerie der Flosse (abgesehen von ihrem äussersten oralen Ende) lässt sich demgemäss auf die ursprüngliche Metamerie des Körpers zurückführen. Trotz der schärferen Spezialisirung ihrer Theile behält die unpaare Teleostierflosse sogar eine deutlicher ausgebildete Metamerie als die Flossen der Selachier.

Nun ist es aber keineswegs sichergestellt, dass bei den unpaaren Teleostierflossen die ganze Muskulatur sich von Muskelknospen ableite. Die mesenchymatischen Zellen anastomosiren so zahlreich mit den Zellen der Muskelknospen, dass man zu einer gewissen Zeit die Zellen auf ihren getrennten Ursprung nicht mehr zurückführen kann. Namentlich die Mm. inclinatores und depressores entstehen aus Anlagen, welche abseits von der Hauptmasse des Muskelknospengewebes liegen. Man kann demgemäss sich nicht der Annahme erwehren, dass Mesenchymzellen an dem Aufbau dieser Muskeln einen gewissen Antheil haben. In dieser Auffassung wird man wesentlich durch die Vorgänge bei der Entwicklung des oralen Theiles der unpaaren Flossen bestärkt, dessen Muskeln sicher nicht von Muskelknospen sich ableiten, und an dem die im übrigen Theile der Flosse ausgesprochene Metamerie demzufolge in der Anlage fehlt.

In der Bauchflosse der Teleostier sind wie bei den unpaaren Flossen Muskelknospen nachzuweisen. Es haben sich demzufolge sowohl die Metamerie der Flosse als auch der zweifache Ursprung ihrer mesodermalen Bestandtheile erhalten. Man findet aber in ihnen das Massenverhältniss der Muskelknospen und des Mesenchyms im umgekehrten Verhältniss wie bei den unpaaren Flossen. Die

Muskelknospen sind kleiner und das Mesenchym ist massiger geworden. Das Ueberwiegen des Mesenchyms ist höchst auffällig, trotzdem das Skelet der Flosse nur wenig kräftiger ausgebildet wird, als bei den unpaaren Flossen. Thatsächlich verdickt sich das Mesenchym so stark, dass kurze Zeit nach ihrem Auftreten und vor der Bildung von Muskelgewebe die Muskelknospen als abgegrenzte Zellmassen verschwinden. Eine Theilung in eine für den Extensor und eine andere für den Flexor bestimmte Hälfte, wie bei den Selachiern, konnte an den Muskelknospen nicht beobachtet werden. Wenn späterhin die fertigen Flossenbestandtheile sich auszubilden beginnen, so entstehen sowohl Muskeln als Knorpelskelet als je eine einheitliche Masse, an der keine Spur von Segmentirung nachzuweisen ist. Untersucht man die Art des Wachsthums der Flosse, so wird es im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass die Muskeln der medialen oder Abductorseite der Flosse aus den Muskelknospen Material für ihren Aufbau erhalten. Im Lauf der Entwickelung zeigt jeder Schnitt zahlreiche Kerne in den verschiedensten Stadien der Theilung, während gerade an den Kernen der Muskelknospen Theilungen selten zu finden sind. Wenn das Mesenchym nicht in die Bildung der Muskeln eingeht, so ist es schwer zu verstehen, was denn aus ihm wird.

Noch auffälliger ist das Ueberwiegen des Mesenchyms in der Brustflosse. Hier werden thatsächlich gar keine Muskelknospen gebildet, die irgendwie mit den Knospen der unpaarigen Flossen und der Bauchflosse verglichen werden können. Wenn man nicht das Zugeständniss macht, das möglicher Weise einzelne Zellen der ventralen Myotomfortsätze dieser Gegend in die Flossenanlage einwandern, so muss man die Flosse als eine durchaus reine Wucherung der Somatopleura auffassen. In jedem zur Untersuchung gelangten Embryo ist das mesenchymatische Gewebe in lebhafter Wucherung. Verfolgt man aufmerksam eine continuirliche Entwicklungsreihe in dieser Zeit, so kommt man unweigerlich zu dem Schluss, dass die Flossenmuskeln von dieser Zellmasse abstammen. Sie liegen nämlich an derselben Stelle, wo kurz vorher ein Mesenchym zu finden war. Die ventralen Fortsätze der Myotome dieser Gegend bilden den M. coraco-hyoideus.

Fasse ich das Gesagte kurz zusammen, so zeigt sich, dass

die Zellen der Myotome, d. h. die Muskelknospen bei der am weitesten abgeänderten Teleostierflosse allmählich im Lauf der weiteren Entwicklung aus der Urform durch Zellen des Mesenchyms ersetzt worden sind. Bei dieser Substitution besteht schliesslich die embryonale Anlage der Flosse nur aus einer Art undifferenzirter Zellen, deren Bestimmung zu verschiedenartig ausgebildeten Geweben erst erkennbar wird, wenn sie ihre definitive Lage in der Flosse eingenommen haben.

Hiernach liegt die Bedeutung unserer Kenntnisse über die Entwicklung der Selachierflosse hauptsächlich in der Auffindung der Urform der Wirbelthier-Extremität. Die Extremitäten bei den einzelnen Klassen der Wirbelthiere entwickeln sich aber nicht streng nach den bei den Selachiern innegehaltenem Typus. Ich glaube, man geht nicht zu weit, wenn man behauptet, dass die paarigen Flossen der Teleostier ein markirtes Hinausrücken über diesen primitiven Entwicklungszustand zeigen. Ein Organ, das an Ort und Stelle seine Gewebe aus undifferenzirten Zellen aufbaut, kann einen höheren Grad der Coordination seiner Theile erreichen, als wenn seine Gewebe in einer grösseren Zahl von kleinen Stücken — den Metameren — einzeln und in ziemlich weit vorgeschrittenem Entwicklungsstadium zusammengebracht werden.

Zeigt sich nun, dass die Muskeln der Brustflosse und einige Muskeln der anderen Flossen mit den Skeletbestandtheilen zugleich aus einem einheitlichen Blastem entstehen, so weicht diese Anschauung über die Entwicklung der Extremitäten zwar von der gewöhnlichen ab, ist aber, soweit es sich übersehen lässt, die Einzige, die den Thatsachen gerecht wird. Das Auffinden von Uebergangsstadien von der primitiven Form zu den abgeänderten höheren stützt wesentlich die vorgetragene Ansicht. Ja, es ist sogar nicht unmöglich, dass die Extremitäten aller höheren Wirbelthiere gemäss den bis jetzt vorliegenden Beobachtungsthatsachen sich im Embryo aus einer einheitlichen undifferenzirten Zellmasse aufbauen. So sprechen zu Gunsten eines solchen Verhaltens die bisher zwar wenig anerkannten Beobachtungen von Paterson (87) die Beschreibung Götte's[1]),

1) Götte leitet den Extremitätenwulst allerdings aus der Cutisplatte (äussere Segmentschicht) ab.

und eine Meinungsäusserung von Kölliker (79 p. 491). Die beiden letzten Autoren haben freilich ihr Urtheil abgegeben, bevor man genaue Kenntniss von der Entwicklung der Selachierflosse gewonnen hatte. Trotzdem mag ich mich nicht entschliessen, die Extremitäten der höheren Wirbelthiere auf die vorgetragene Weise abzuleiten, ohne die einschlägigen Studien selbst gemacht zu haben; wenn auch alle Beobachter besonders erwähnen, dass sie bei ihren Untersuchungen nicht im Stande gewesen seien, die Extremitätenmuskeln direkt auf Bildungszellen aus den Myotomen abzuleiten. Das trifft zu bei den Studien Kaestner's (92 und 93), an Teleostiern, Amphibien und Vögeln; Boyer (92), an Teleostiern; Wiedersheim[1] (92), an Teleostiern, Ganoiden, Amphibien und Reptilien; Field (94), an Amphibien; van Bemmelen (89) an Reptilien und Kollmann (91) an Säugethieren. Wenn demgemäss diese Beobachter trotzdem die Extremitätenmuskeln von irgend einer Art von Auswüchsen der Myotome ableiten, so können sie hierzu wesentlich nur an der Hand von Verallgemeinerungen eines bei Selachiern nachgewiesenen Vorgangs gekommen sein[2].

Man kann es wohl verstehen, wie man trotz des Mangels beweisender Thatsachen die bisher geläufige Theorie hat aufstellen können. Denn man nimmt an, dass zu einer Entwicklungs-

1) Die Monographie von Wiedersheim bezieht sich hauptsächlich auf die Entwicklung des Skelets der Extremitäten. Dabei finden sich auch Angaben über die Entstehung der Muskulatur. In der Brustflosse der Ganoiden und Teleostier wird das Vorkommen von „Muskelknospen in der Weise, wie sie bei Selachiern zur Beobachtung kommen“, ausdrücklich verneint. Doch scheint W. die Flossenmuskulatur aus einer Wucherung des ventralen Fortsatzes der Myotome abzuleiten. Auf den Unterschied von Mesenchym und Mesothel geht Wiedersheim nicht ein; beides wird unter dem Sammelnamen „Mesoblast“ zusammengefasst.

2) Für die neue Arbeit von Mollier (95) über die Entwicklung der vorderen Extremitäten bei Eidechsen muss eine Ausnahme gemacht werden. Nach diesem Forscher liefern mehrere Urwirbel Muskelknospen, die aber sehr früh mit einander in eine Zellmasse verschmelzen, welche durch Theilung zwei Muskelanlagen bildet. In Hinsicht der Extremitätenentwicklung ähneln dann die Eidechsen den Selachiern mehr als die Knochenfische. Dies wäre aber nicht so überraschend, da bei den Reptilien auch sonst viele primitiven Eigenschaften beharren.

periode die Zellen des Mesoderm in Gruppen zerlegt werden, aus denen nur je eine besondere Gewebsart hervorgeht. Die Muskelanlage, mit Ausnahme der des Kopfes, fasst man als eine einheitliche auf. Wenn man, um diese Vorstellung auszudrücken, den einzelnen Zellgruppen des Mesoderms bestimmte Namen, Myotom, Sklerotom etc. gibt, so darf man doch nicht vergessen, dass diese Gruppen in gewissen Gegenden in einander übergehen. Stellt sich überdies noch heraus, dass zum Beispiel die Seitenplatten, und das Sklerotom durch Abschnürung von der angrenzenden Anlage der Körpermuskulatur sich bilden, und dass auch die Seitenplatten neben anderen Gewebearten auch Muskeln liefern, so wird man nicht weiter die theoretische Vorstellung vertheidigen können, dass die Körpermuskulatur nur aus den Muskelplatten hervorgeht. Die bei den Teleostiern gefundenen Thatsachen widersprechen der Annahme einer einheitlichen Muskelanlage im Embryo. Ohne nachweisbaren Zusammenhang mit den für die Körpermuskulatur bestimmten Zellen treten in der Flosse Muskeln auf, die sich von den Seitenplatten und dem Sklerotom ableiten. Von den Elasmobranchien ist es nicht bekannt geworden, dass mit Ausnahme am Kopfe diese Theile des Mesoderms quergestreifte Muskeln bilden könnten.

Noch mehr Gewicht als auf die histogenetische Bedeutung der Seitenplatten hat man in der modernen Anschauung über das Mesoderm auf den fundamentalen Unterschied zwischen Mesenchym und Mesothelien gelegt. Die beiden Zellenarten kommen sowohl bei den Wirbelthierembryonen als bei den Entwicklungsstadien der Wirbellosen vor. Doch scheint mir die Annahme einer fundamentalen histogenetischen Verschiedenheit dieser Theile während des ganzen Lebens der Organismen nicht gerechtfertigt zu sein. Das Mesenchym kann wohl embryonales Bindegewebe, braucht aber nicht unbedingt ausschliesslich ein Vorstadium des fertigen Bindegewebs zu sein. In dem embryonalen Mesenchym können immerhin Zellen von anderer Bedeutung vorgekommen sein. Man wird auch nicht imm er ander äusseren Form die in Kern und Protoplasma schlummernden Kräfte erkennen können. So entsteht beispielsweise die Verdickung der Somatopleura, die erste Anlage der Brustflosse, durch Vermehrung eines cylindrischen Epithels, während die erste Spur der Bauchflosse dadurch zu Tage tritt, dass einzelne

Zellen mit langen pseudopodienartigen Fortsätzen sich zusammengruppiren. Man braucht nur an die Schwärmsporen mancher Rhizopoden und Flagellaten zu erinnern, die bald als amoeboide Zellen, bald als geisseltragende Cylinderzellen sich zeigen und aus einer Form in die andere übergehen. Hier hat dieselbe Zelle zwei ebenso verschiedene Gestalten als die Zellen des Mesenchyms und des epithelialen Mesoderms, obwohl der Spezies-Charakter durch die äussere Form nicht verändert wird.

Die Thatsachen weisen mit Sicherheit darauf hin, dass fundamentale Unterschiede zwischen den beiden Arten des Mesoderms zwar bestehen können, aber nicht immer bestehen müssen, so dass die Einleitung der Differenzirung von Muskelgewebe nicht ausschliesslich an die Abspaltung eines Epithelbezirks im Mesoderm gebunden ist. Es können Zellen ohne epitheliale Grenzflächen, Zellen, mit lang verzweigten Fortsätzen, die untereinander anastomosiren, Muskelgewebe bilden. Das Mesenchym ist demgemäss ein Bildungsgewebe erster Ordnung und muss noch mehr histogenetische Kräfte entfalten können, als man ihm heutzutage für gewöhnlich zuschreiben möchte.

Literatur-Verzeichniss.

Balfour, F. M., 78. A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

van Bemmelen, 89. Ueber die Herkunft der Zungen- und Extremitätenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anz. Bd. IV.

Boyer, E. R., 92. The Mesoderm in Teleosts; Especially its share in the Formation of the Pectoral Fin. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ. Vol. XXIII.

Corning, H. K., 94. Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. XXII.

*Derselbe, 95. Ueber die Entwicklung der Zungenmuskulatur bei Reptilien. Verh. der anat. Gesellschaft.

Dohrn, A., 84. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. V.

Derselbe, 85. Studien etc. IX. Die unpaare Flosse in ihrer Bedeutung für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus, und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon. Ibid. Bd. VI.

Field, H. H., 94. Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlagen bei den Amphibien. Anat. Anz. Bd. IX.

Froriep, A., 82. Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abtheil.

Derselbe, 83. Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipital-Region. Archiv f. Anat. und Phys. Anat. Abtheil.

Götte, A., 75. Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Harrison, R. G., 93. Ueber die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skelettheile in den Flossen der Teleostier. Archiv f. Mikrosk. Anat. Bd. XLII.

Derselbe, 94, 1. The Development of the Fins of Teleosts. The Johns Hopkins University Circulars. No. 111.

Derselbe, 94, 2. The Metamerism of the Dorsal and the Ventral Longitudinal Muscles of the Teleosts. Ibid.

Hertwig, O. und R., 82. Die Coelomtheorie. Jena. Zeit. Bd. XV.

Kästner, S., 92. Ueber die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmusculatur bei Wirbelthieren. Mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abtheil.

Derselbe, 93. Die Entwicklung der Extremitäten- und Bauchmusculatur bei den Anuren-Amphibien. Archiv f. Anat. und Phys. Anat. Abtheil.

v. Kölliker, A., 79. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.

Kollmann, 91. Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Urwirbeln. Archiv f. Anat. und Phys. Anat. Abtheil.

v. Kuppfer, C., 94. Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 2. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri.

*Derselbe, 95. Ueber die Entwicklung des Kiemenskelets von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft.

Maurer, F., 91. Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. XVIII.

Derselbe, 94. Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbelthieren. Morph. Jahrb. Bd. XXI.

Mayer, P., 85. Die unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. VI.

Mc Intosh and Prince, 90. On the Development and Life-Histories of the Teleostean Food and Other Fishes. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXXV.

Mc Murrich, J. P., 84. On the Myology of Amiurus Catus. Proceedings of the Canadian Institute. New Series. Vol. II.

Mollier, S., 93. Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichtyopterygium. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. Bd. III.

*Derselbe, 95. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. Heft 16.

Nussbaum, M., 94, 1. Nerv und Muskel: Abhängigkeit des Muskelwachsthums vom Nervenverlauf. Verhandl. d. anat. Gesellschaft.

Derselbe, 94, 2. Die mit der Entwicklung fortschreitende Differenzirung der Zellen. Sitzungsberichte d. Niederrh. Gesellsch. f. Nat.- u. Heilkunde z. Bonn.

Derselbe, 95. Ueber den Verlauf und die Endigung der peripheren Nerven. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft.

Owen, R., 66. Anatomy of Vertebrates. Vol. I.

Paterson, A. M., 87. On the Fate of the Muscle-Plate and the Development of the Spinal Nerves in Birds and Mammals. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XXVIII.

Rabl, C., 89. Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV.

Derselbe, 92. Fortsetzung. Morph. Jahrb. Bd. XIX.

Ryder, J. A., 84. A Contribution to the Embryography of Osseous Fishes with special Reference to the Development of the Cod (Gadus Morrhua) Annual Report. U. S. Com. of Fish and Fisheres for 1882.

v. la Valette St. George, 80. Ueber den Bau der Fettflosse. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XVII.

Vetter, B., 78. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- u. Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. Bd. XII.

Wiedersheim, R., 92. Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.

van Wyhe, J. W., 83. Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. der Konink. Akad. der Wetenschappen Amsterdam. Deel XXII.

Ziegler, H. E., 87. Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXX.

Derselbe, 88. Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXII.

NB. Die mit * bezeichneten Arbeiten konnten nicht so ausgiebig berücksichtigt werden, als ich es wünschte, weil sie erst nach Fertigstellung meiner Abhandlung erschienen sind.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV—XXVII.

Sämmtliche Abbildungen, mit Ausnahme von Figuren 26 und 29, sind nach Präparaten von Salmo salar gezeichnet. Die Längen der Embryonen sind nach Messungen an conservirten Exemplaren angegeben. Die Altersangaben beziehen sich auf die in fliessendem Wasser bei 8 ° C. ausgebrüteten Eier.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

a. = After.
af. = Afterflosse.
ao. = Aorta.
bf. = Bauchflosse.
bfs. = Preanaler Unpaarenflossensaum.
bg. = Blutgefäss.
bkn. = Basalknorpel in d. Schwanzflosse.
ch. = Chorda dorsalis.
cpl. = Cutisplatte.
d. = Darm.
ect. = Ectoderm.
ef. = Ectodermfalte.
ff. = Fettflosse.
fst. = Flossenstrahl.
fsttr. = Flossenstrahlträger.
gehb. = Gehörbläschen.
h.mes.ver. = Mesenchym - Verdickung am hinteren Ende der Flosse, aus der die Muskeln des hinteren Flossensegments hervorgehen.
hs. = Hornschicht des Ectoderm.
hz. = Herz.
kb. = Kiemenbogen.
kfb. = Kieferbogen.
knk. = Knorpelkugel im Gelenk zwischen Strahl und Strahlträger.
knpl. = Knorpelige Anlage des paarigen Flossenskelets.
ksp. = Kiemenspalten.
lh. = Leibeshöhle.
m. abd. p. = M. abductor profundus.
m. abd. s. = M. abductor superficialis.
m. add. p. = M. adductor profundus.
m. add. s. = M. adductor superficialis.
m. arr. = M. arrector.
m. cor. arc. = M. coraco arcualis.
m. cor. hy. = M. coraco-hyoideus.
m. dep. = M. depressor.
m. er. = M. erector.
m. inc. = M. inclinator.
m. sup. car. a. = M. supra carinalis anterior.
m. sup. car. p. = M. supra carinalis posterior.
mes. = Mesenchym.
mesk. = Mesenchymkern aus der Flossenanlage.
mkn. = Muskelknospe.
mknk. = Kerne aus einer Muskelknospe.
ms. = Malpighi'sche Schicht des Ectoderms.
my. = Myotom.
mya. = Vorderstes später verschwindendes Myotom.

myk	= Kerne aus dem Myotom.	*som.*	= Somatopleura.
n. abd. p. u. s. w.	= Nerven, die die oben gleich bezeichneten Muskeln besorgen.	*spl.*	= Spritzloch.
		vc.	= Cardinalvene.
		v. mes. ver.	= Vordere Mesenchymverdickung, aus welcher mehrere Flossensegmente hervorgehen.
ne.	= Eintrittstelle des Nerven in den Muskel.		
n. sp.	= Rückenmarksnerv.	*vsi.*	= Subintestinalvene.
n. hy.	= Hypoglossusnerv.	*vuf.*	= Ventraler Urwirbelfortsatz.
ppl.	= Pectoralplatte.		
rf.	= Rückenflosse.	*wb.*	= Wirbelbogen.
r. l. v.	= Ramus lateralis vagi.	*w. g.*	= Wolff'scher Gang.
rm.	= Rückenmark.	*w. g. o.*	= Aeussere Oeffnung des Wolff'schen Ganges.
sc.	= Schleimzelle.		
skbl	= Skleroblast.	*zbb.*	= Zungenbeinbogen.

Die Pfeile (→) zeigen kopfwärts).

Tafel XXIV.

Fig. 1. Querschnitt durch das verdickte Ectoderm der Rückenmittellinie kurz vor dem Auftreten der Falte.

Fig. 2. Querschnitt derselben Gegend zur Zeit des Erscheinens der Ectodermfalte.

Fig. 3. Querschnitt einer noch weiter fortgeschrittenen Falte.

Fig. 4. Querschnitt durch die dorsale Kante eines Myotoms der Rückenflossengegend vor der Entwicklung der Muskelknospen.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Myotom mit zugehörigen Muskelknospe. Alter des Embryo 63 Tage. Länge 11 mm.

Fig. 5a. Orientirungsbild zu Figuren 5 und 23.

Fig. 6. Querschnitt durch dieselbe Region. Der mittlere Theil der Muskelknospe disintegrirt. Dasselbe Stadium wie Fig. 30.

Fig. 7. Querschnitt durch dieselbe Region im Stadium von Fig. 9 und 31.

Fig. 8. Theil von einem Frontalschnitt durch eine Rückenflosse in einem Zwischenstadium zwischen Fig. 6 und 7. Alter des Embryo 76 Tage.

Fig. 9. Frontalschnitt durch eine Rückenflosse. Dasselbe Stadium wie Fig. 31. Zwölf Flossenstrahlträger sind entwickelt, ein dreizehnter entsteht. Alter des Embryo 84 Tage.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch eine Rückenflosse mit vierzehn Flossenstrahlträgern. Die Mm. carinales sind nach einem nebenliegenden Schnitt gezeichnet. Alter des Embryo 150 Tage. Länge 24 mm.

Fig. 10a. Querschnitt durch die Rückenflossengegend eines gleich alten Fischchens, um das Gelenk zwischen Strahl und Strahlträger zu demonstriren.

Fig. 11. Querschnitt durch die Brustflossenregion. Der vierte Urwirbel und die in dieser Gegend säulenartig verdickte Somatopleura, die Pectoralplatte sind getroffen. Alter des Embryo 20 Tage.

Fig. 11a. Orientirungsbild zu Fig. 11.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch die Leibeswand inder Brustflossenregion im selben Stadium wie Fig. 11. Kopfwärts geht die Flossenanlage in das Mesenchym der Pericardialregion über.

Fig. 13 und 13a. Querschnitt oral vor der Brustflossengegend eines Embryo im Stadium wie Fig. 14. Der zweite Urwirbel mit ventralem Fortsatz im Zusammenhang mit der Cutisplatte.

Tafel XXV.

Fig. 14. Querschnitt durch die Brustflossenanlage und anliegenden Theile. Der fünfte Urwirbel und sein Fortsatz sind getroffen. Alter des Embryo 24 Tage.

Fig. 15. Querschnitt durch die Gegend des zweiten Urwirbels, also gerade vor der Brustflosse. Alter des Embryo 29 Tage.

Fig. 16. Querschnitt durch den vierten Urwirbel resp. Knospe aus derselben Serie wie Fig. 15.

Fig. 17. Querschnitt durch die Brustflossenanlage eines etwas älteren (32 Tage alten) Embryos. Gegend des dritten Urwirbels. Dieses Stadium steht eben vor der Sonderung des Gewebes der Flosse in die Anlagen der Muskeln und der Knorpelplatte.

Fig. 18. Querschnitt durch die Mitte der Brustflosse in einem Stadium, etwas älter als Fig. 17. Stadium Fig. 32. Der Schnitt in der Gegend des vierten Urwirbels trifft den Fortsatz von dem fünften Urwirbel, der an der Basis der Knorpelanlage liegt. Alter 35 Tage.

Fig. 19 und 19a. Querschnitt durch eine ältere Flosse, wo die Muskeln und der Knorpel schon zum Theil differenzirt sind. Die Flosse ist etwas von der ventralen Urwirbelkante abgerückt. Alter 40 Tage.

Fig. 20. Frontalschnitt durch die Basis der rechten Brustflosse nach der Differenzirung aller Bestandtheile. Die Nerven sind aus einigen weiter ventral liegenden Schnitten eingetragen. Sonst alles auf einen Schnitt. Nach dem Kopf zu findet sich der vierte Kiemenbogen im Querschnitt getroffen. Alter des Embryo 84 Tage.

Tafel XXVI.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch die vordere Rumpf- und hintere Kopfgegend eines Embryo im selben Stadium, wie das in Fig. 13 und 14 abgebildete. Der Wolff'sche Gang ist projizirt.

Fig. 22. Bild combinirt aus einigen Schnitten einer Sagittalserie. Dieselbe Gegend wie Fig. 21. Die drei ventralen Urwirbelfortsätze (*vuf.*) sind schon weit nach vorn gewachsen. Der vorderste Urwirbel (*my*[a].), der später verschwindet, ist eben noch zu erkennen. Die Fortsätze von dem fünften und sechs-

ten Urwirbel sind nicht dargestellt. Die Linie an der oberen Seite des Bildes stellt den Umriss des Rückenmarks resp. Gehirns dar. *m.* Mund. *ph.* Pharynx.

Fig. 23. Querschnitt durch die Bauchflossengegend im Stadium, wo die Mesenchymverdickung eben wahrnehmbar ist. Aus derselben Serie wie Fig. 5.

Fig. 24 und 24a. Querschnitt durch die Bauchflossengegend, kurz nach dem Entstehen der Ectodermfalte.

Fig. 25. Querschnitt durch die Bauchflossengegend kurz vor dem Verschwinden der Muskelknospen. Alter des Embryo 74 Tage.

Fig. 26 und 26a. Querschnitt durch die Bauchflossengegend zur Zeit der ersten Differenzirung der Muskeln und der Knorpelplatte. Dasselbe Stadium wie Fig. 7. Von Salmo irideus.

Fig. 27. Kerne aus den Myotomen, den Muskelknospen und dem Mesenchym, wie sie im Sagittalschnitte der Bauchflosse in demselben Stadium wie bei Fig. 24 und 31 getroffen werden.

Fig. 28. Kerne aus Myotom, Muskelknospe und Mesenchym der Bauchflosse, wie sie im Querschnitt getroffen werden.

Tafel XXVII.

Fig. 29. Theil der Rückenflosse eines erwachsenen Carassius auratus. Die Flossenmuskeln sind durch das Abpräpariren der Rumpfmuskulatur blos gelegt. Vier Spinalnervenstämme sind abgebildet. Die Mm. inclinatores sind den drei hinteren Flossenstrahlen nicht mitgezeichnet. Der Ast des R. lateralis vagi, der in tief schwarz dargestellt ist, verläuft über den anderen Nerven. Präparat nach dem Nussbaum'schen Aceto-Osmiumsäure-Verfahren angefertigt.

Fig. 30. Hinterer Theil von einem Lachsembryo zur Zeit der völligen Ausbildung der Muskelknospen. In der Rückenflosse sind die Knospenstiele meistens nicht mehr deutlich. Ausser elf völlig ausgebildeten Knospen ist noch eine kleine vorhanden, die vermuthlich vom 19. Myotom abstammt. Die Knospen in der Bauchflosse sind nach einer Sagittalschnittserie gezeichnet. Alter des Embryo 70 Tage. Länge 12,5 mm.

Fig. 31. Uebersichtspräparat von einer Rückenflosse in einem späteren Stadium als das vorhergehende Präparat. Elf Strahlenträger sind vorhanden, der zwölfte (vorderste) entsteht. Alter des Embryo 84 Tage. Länge 16 mm.

Fig. 32. Kopf und vordere Rumpfregion eines Embryo in der Zeit eben von dem Anfang der Differenzierung des Gewebes in der Brustflosse. Alter des Embryo 32 Tage. Länge 8 mm.

Fig. 33. Plexus pectoralis vom erwachsenen Lachs. Der sekundäre Plexus, der von dem vierten und fünften Rückenmarknerv gebildet wird, liegt meistens an der medialen Fläche der Adductorenmuskeln, zwischen denselben und der Körperwand.

Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwicklung von Cyclops.

Von

Dr. **Valentin Häcker,**
a. o. Professor und Assistent am zoologischen Institut
der Universität Freiburg i. B.

Hierzu Tafel XXVIII, XXIX u. XXX.

Ueber den im Titel angegebenen Gegenstand liegen bezüglich der Copepoden bereits einige Angaben vor.

In einer früheren Arbeit [1]) habe ich ein Zweizellenstadium von Cyclops tenuicornis abgebildet, in welchem die beiden Kerne aus je zwei gleich grossen Hälften zusammengesetzt sind, und habe dieses Bild dahin gedeutet, „dass es sich hier um die selbständig gebliebenen Abkömmlinge der selbständig sich zur Theilung vorbereitenden und selbständig dieselbe durchführenden Geschlechtskerne handelt“.

Rückert [2]) ist sodann bei der Untersuchung der sich furchenden Eier von Cyclops strenuus auf das nämliche Ver-

1) Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. 5. Bd. 1892. Fig. 29, S. 244.

2) Zur Kenntniss des Befruchtungsvorgangs. Sitzb. Math.-Phys. Cl. Bair. Ak. 1895. Heft 1. Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eies. Arch. f. mikr. Anat. 45. Bd. 1895. Die letztere, mit Abbildungen ausgestattete Arbeit kam mir durch die Güte des Verfassers erst in die Hand, als der vorliegende Aufsatz bereits druckfertig war. Da jedoch, was die thatsächlichen Beobachtungen sowohl als die Schlussfolgerungen anbelangt, die zweite Arbeit Rückert's sich in allen wesentlichen Punkten, theilweise sogar im Wortlaute, mit dem ersten Aufsatz deckt, so sah ich mich nur zu kleineren Textänderungen veranlasst. Zufälligerweise hatte ich für meine Arbeit einen Titel gewählt, welcher fast gleichlautend mit dem der zweiten Rückert-schen Arbeit war; für eine nachträgliche Abänderung desselben schien mir kein Anlass vorzuliegen.

hältniss gestossen, insofern auch hier die ruhenden Kerne des Zweizellenstadiums deutlich zweitheilig sind. Rückert konnte dieses Verhalten auch in den in die Ruhe eintretenden Kernen der späteren Furchungsstadien verfolgen, bei einem Theil der Kerne sogar bis zum Stadium der dreigliedrigen Larvenanlage. Aber nicht nur beim Eintritt der Kernruhe, sondern auch während der Metakinese und des Dyasterstadiums der ersten Theilung, in vielen Fällen auch im Spirem, Aster und Dyaster der zweiten und der folgenden Theilungen war eine Anordnung des Chromatins in zwei Portionen nachzuweisen, so dass die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile in einer zusammenhängenden Reihe von Theilungs- und Entwicklungsphasen in überzeugender Weise hervortrat.

Ich habe meinerseits seit dem ersten Befund den fraglichen Punkt nicht ausser Auge gelassen, und bei Cyclops brevicornis, einer Form, welche schon wegen der Grösse der Eier für die Untersuchung der embryonalen Theilungen besonders günstig ist, das einschlägige Material seither bedeutend vermehren können. Es sollen daher im Folgenden die betreffenden Verhältnisse behufs Ergänzung und Erweiterung der Rückert'schen Befunde eingehend dargestellt werden.

Da Rückert gewisse Bilder aus den Vorstadien der Eireifung gleichfalls im Sinne einer Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile zu deuten versucht hat, so habe ich auch diese Verhältnisse aufs Neue geprüft und bin dadurch in die Lage gekommen, eine zusammenhängende Darstellung des ganzen Verlaufs der Reifungstheilungen erstmals für einen Copepoden geben zu können.

Noch einige andere Punkte werden bei dieser zweiten, nach mehrjährigem Zwischenraum aufgenommenen Bearbeitung von Cyclops brevicornis zur Besprechung kommen, denn ebenso wie kürzlich bei einer zweiten Inangriffnahme von Canthocamptus[1]), so hat auch hier manches Vorkommniss fast von selber seinen richtigen Platz gefunden, das bei der ersten Bearbeitung unverstanden geblieben war, oder irrthümliche Deutungen veranlasst hatte.

1) Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. 45. Bd. 1895.

Ich habe versucht, den Vortheil, den die Tümpelformen gegenüber den pelagischen Arten gewähren, nämlich die Möglichkeit einer planmässigen Zucht der gewünschten Stadien, nunmehr auch bei Cyclops brevicornis auszunützen. Während aber bei Canthocamptus die Sachlage deshalb eine einfachere war, weil die Mutterthiere in einer bestimmten Tageszeit, nämlich in den ersten Vormittagsstunden, ihren Eisack zu bilden pflegen, stellte es sich bei C. brevic. heraus, dass die Neubildung der Eisäcke zu jeder Tages- und wohl auch Nachtstunde stattfindet. Es wurden daher die Thiere während des Monates Mai, in dem sie in lebhaftester Fortpflanzungsthätigkeit begriffen sind, in grösserer Anzahl gesammelt. Besondere Aquarien, welche ein paar grüne Blätter zum Unterschlupf der Thiere und einige Spirogyrafäden enthielten, nahmen diejenigen frischgefangenen eiersacklosen Weibchen auf, welche gefüllte Ovidukte zeigten, sowie diejenigen Mutterthiere, welche eben einer Brut von Nauplien die Freiheit gegeben hatten. Diesen Gefässen konnten dann mehrmals täglich Weibchen mit frisch gebildeten Eisäcken behufs Conservirung entnommen werden.

An Stelle des heissen Sublimat-Alkohols, den ich bei meiner ersten Untersuchung über die Embryonal-Entwicklung von C. brevic.[1]) angewandt hatte, habe ich jetzt ausschliesslich die bei Canthocamptus bewährte vom Rath'sche Platinchlorid-Osmiumessigpikrinsäure angewandt, und zwar wurden die Thiere für einige Minuten in die concentrirte Lösung gebracht und dann längere Zeit, eine Viertelstunde bis 24 Stunden, in der durch Wasser auf die Hälfte oder noch mehr verdünnten Mischung belassen. Die Verklumpung der Chromosomen, wie sie bei Anwendung von heissem Sublimat-Alkohol namentlich im Dyasterstadium aufzutreten pflegt, fällt bei der neuen Methode weg und die Zahlenverhältnisse der Chromosomen kommen besonders auf Querschnitten durch die Dyaster in bester Weise zur Anschauung.

1) Die Kerntheilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. f. mikr. An. 39. Bd. 1892.

1. Die unmittelbaren Vorstadien der ersten Richtungstheilung.

Rückert hat gewissen von mir für Cyclops signatus gegebenen Bildern, die ich als das Dyasterstadium der ersten Richtungstheilung gedeutet hatte, auf Grund seiner Befunde bei C. str. eine Stellung in den Prophasen dieser Theilung zugewiesen, und ich selbst konnte mich bei Canthocamptus, wo ich auf entsprechende Bilder stiess, von der Richtigkeit dieser Verbesserung überzeugen. In den betreffenden Bildern sind die Vierergruppen in typischer (C. str., Canth.) oder weniger deutlich ausgeprägter Ausbildung (C. sign.) gruppenweise auf die zwei Pole des ellipsoidischen Keimbläschens vertheilt. Die Vertheilung ist meistens eine solche, dass jede der beiden Gruppen die Hälfte der Anzahl der Vierergruppen enthält. Rückert kam daher später [1]) zu der Vermuthung, dass es sich auch hier um eine Trennung der väterlichen und mütterlichen Chromatinmasse handelt. Da aber die Vertheilung doch nicht immer eine regelmässige ist, vielmehr erhebliche Schwankungen in den Zahlenverhältnissen auftreten, so spricht Rückert, wie ich glaube, mit Recht diese Vermuthung nur mit aller Reserve heraus.

Ich hoffte bei C. brevic. einen weiteren Einblick in diese Bilder erhalten zu können, stiess aber hier nicht auf die oben beschriebenen Verhältnisse, sondern auf eine wesentlich abweichende Anordnung der Vierergruppen.

In den eben ausgetretenen Eiern, in welchen der Spermakern gerade noch in der Randzone des Eiplasmas steckt (Fig. 1, *sp*), liegt das Keimbläschen (*kbl*) dicht an der Eiperipherie in tangentialer Stellung. Nicht selten ist dasselbe — vielleicht in Folge der Einwirkung der Reagenzien — theilweise über die Eioberfläche herausgedrängt (Fig. 1 und 2). In der Längsaxe des Keimbläschens beobachtete ich mit Regelmässigkeit ein dunkler gefärbtes Gebilde, von dem ich aber nicht mit Sicherheit entscheiden konnte, ob es einen von Pol zu Pol gehenden Plasmastrang oder eine das Keimbläschen in zwei Hälften kammernde Scheidewand darstellt. Zu beiden Seiten

1) Z. Kenntn. d. Bef., p. 37; üb. d. Selbständigbleiben, p. 362 ff.

dieses Gebildes sind die zwölf Vierergruppen symmetrisch angeordnet. Sie haben die von Cyclops strenuus und Canthocamptus her bekannte Form, d. h. jede Vierergruppe setzt sich aus zwei dicht nebeneinander gelagerten, je durch eine quere Kerbe halbirten Stäbchen zusammen (Fig. 4—6). Bei fester Einstellung (Fig. 2 und 3a) treten jederseits vom Centralgebilde gewöhnlich nur je drei Vierergruppen hervor, welche unter sich parallel und mit ihrer Längsaxe senkrecht zur Längsaxe des Keimbläschens angeordnet sind. Bei wechselnder Einstellung tauchen auch die beiden andern Kolonnen von je drei Vierergruppen auf (Fig. 3b und 4). Um das fragliche Centralgebilde sind also vier Colonnen von je drei Vierergruppen gelagert, welch' letztere mit ihrer Längsrichtung anfänglich noch senkrecht zur Keimbläschenaxe angeordnet sind (Fig. 4).

Nunmehr drehen sich die meisten der Vierergruppen je um einen rechten Winkel und kommen mit ihrer Längsaxe parallel zur Kernaxe zu liegen. Die colonnenartige Anordnung geht dabei verloren und es wird schliesslich eine Gleichgewichtslage erreicht, in welcher die Vierergruppen zu je sechs in zwei zur Eioberfläche parallelen Ebenen vertheilt sind. Zwischen den beiden Ebenen befindet sich das Centralgebilde. Fig. 5 zeigt diese Anordnung in schräger Seiten-, Fig. 6 in Oberflächenansicht.

Während das Keimbläschen seine Färbbarkeit verliert und aus der länglich-ellipsoidischen Gestalt in eine mehr gedrungene Eiform übergeht (Fig. 5), sieht man senkrecht zur Kernaxe eine Streifung innerhalb des Kernraumes auftreten, welche anfänglich nur aus wenigen Streifen besteht, später eine immer grössere Anzahl von solchen erkennen lässt. Man ist geneigt, diese Streifung für die Anlage der Kernspindel anzusehen, und in der That lassen auch die späteren Phasen diese Annahme als gerechtfertigt erscheinen. Aber das Unerwartete ist, dass, während diese quere Streifung aufzutreten beginnt, an den spitzigen Polen des Keimbläschens, also an den Endpunkten des Centralgebildes, sphärenähnliche, dunkelgefärbte Plasmasterne in der perinucleären, dotterfreien Zone mit Regelmässigkeit wahrzunehmen sind (Fig. 7 und 8, und schon früher in Fig. 3a). Ich habe mich immer wieder davon überzeugt, dass zu einer gewissen Zeit Plasmasterne, Centralgebilde und Querstreifung nebeneinander bestehen, und so sehe ich mich auch hier

vor eine jener schwer zu verstehenden Erscheinungen gestellt, welche auch sonst bei der Bildung und Drehung der ersten Richtungsspindel des Metazoen-Eies beobachtet worden sind und jedem Versuch, diesen Vorgang mit unsern sonstigen Erfahrungen in Einklang zu bringen, zunächst noch im Wege stehen.

Neben den bisher beschriebenen Phasen treten in den älteren (distal gelegenen) Eiern Bilder auf, welche sich mit sonst bekannten Erscheinungsformen der radiär gestellten ersten Richtungsspindel ohne Weiteres vereinigen lassen (Fig. 9 und 10). Die gegen die dotterfreie Plasmainsel scharf abgegrenzte Theilungsfigur zeigt nunmehr eine gedrungen-ovale Gestalt und ist mit ihrer längsten Richtung senkrecht zur Eiperipherie eingestellt. Sie ist ihrer ganzen Länge nach von einer dichten und feinen Streifung gleichmässig durchsetzt. Der gegen das Ei-Innere gerichtete stumpfe Pol trägt eine Anzahl dunkel färbbarer Krümmel, welche mitunter eine kreisförmige Anordnung zeigen. Der peripherische Pol dagegen lässt nie etwas derartiges wahrnehmen, derselbe schneidet vielmehr häufig mit einem unregelmässig gezackten oder abgeschrägten Rande ab.

Beachtet man, dass die Vierergruppen auch hier mit ihrer Längsrichtung parallel zur Eioberfläche eingestellt und im Allgemeinen in zwei Ebenen angeordnet sind, so lassen sich die Bilder Fig. 9 und 10 unter der Annahme auf die vorhergehenden Figuren 7 und 8 zurückführen, dass sich die Kernfigur in der Richtung der Querstreifung gestreckt hat, dass die letztere bedeutend dichter geworden ist und dass das Centralgebilde und die Plasmasterne verschwunden sind. Inwieweit die letzteren etwas mit den Krümmeln am inneren Pole der radiären Spindelanlage zu thun haben, darüber geben die mir vorliegenden Bilder keinerlei Aufschluss, wie denn überhaupt der ganze Umordnungsvorgang in ein vorläufig undurchdringliches Dunkel gehüllt ist. Man könnte höchstens dem ganz allgemeinen Eindruck Raum geben, dass hier ein erstes „achromatisches“ System, welches mit der Einstellung der Chromosomen zusammenhängt, durch ein zweites, bei der dicentrischen Wanderung derselben wirksames superponirt worden ist. Damit soll freilich in keiner Weise eine Theorie ausgesprochen sein.

Die Fig. 11 zeigt das zuletzt beschriebene Stadium in

Polansicht. Man erkennt, dass die Vierergruppen immer noch parallel zur Eioberfläche gelagert sind, dass sie aber, wie ein Vergleich mit der in gleicher Weise orientirten Fig. 6 zeigt, ihre gegenseitige Lage etwas verändert haben. Sie sind im Ganzen auch hier noch in zwei Niveaux geschichtet und liegen nun in zwei gleich grossen Gruppen übereinander. Es ist dies das einzige Bild, welches mit den Vorkommnissen verglichen werden könnte, die Rückert im Sinne einer in diesem Stadium noch vorhandenen Zweitheiligkeit des Kernes zu deuten versucht hat. Eine gewisse Aehnlichkeit mit den neuerdings von Rückert gegebenen Bildern, welche die Polansicht der in Bildung begriffenen ersten Richtungsspindel darstellen (Ueber das Selbständigbleiben, Fig. 16—18), lässt sich wenigstens nicht von der Hand weisen.

Bezüglich der Frage, ob auch hier noch, also im Stadium des reifenden Eies, eine Selbständigkeit der den beiden Geschlechtskernen entsprechenden Chromatingruppen zum Ausdruck kommt, möchte ich mich bis auf Weiteres den Andeutungen Rückerts anschliessen, beziehungsweise die von ihm geäusserten Bedenken zu den meinigen machen.

2. Die Bildung der beiden Richtungskörper.

Die Veränderungen des Chromatins bei der Richtungskörperbildung sind bis jetzt nur für einen Copepoden, Canthocamptus, in ihren Einzelheiten bekannt geworden[1]. Von andern Formen, so von Cyclops strenuus und von den Calaniden, liegen nur die Phasen bis zur Aequatorialplatte der ersten Richtungstheilung vor[2]. Gerade die späteren Phasen sind aber auch in theoretischer Hinsicht

1) D. Vorst. d. Eireifung, 1895.

2) In seinem zusammenfassenden Referat über die Chromatinreduktion (Erg. d. An. u. Entw., Bd. 3, 1893, p. 546, Fig. 4—7) hat Rückert einige der einschlägigen Stadien (von Cyclops strenuus) halbschematisch vorgeführt. Seine Fig. 5, welche das Auseinanderweichen der Tochterplatten der ersten Richtungstheilung darstellen soll, zeigt Anklänge an meine hier gegebenen Bilder Fig. 1—8, welche jedoch, wie oben gezeigt wurde, einer etwas früheren Phase angehören; Rückert's Fig. 7 (die fertige zweite Richtungsspindel darstellend) erinnert bezüglich des Aussehens der chromatischen Elemente wieder mehr an die Vorkommnisse bei Canthocamptus (D. Vorst. d. Eir., Fig. 53).

von grösserem Interesse, und da in Folge der äusserst subtilen Verhältnisse, in welchen sich dieselben bei Canthocamptus darstellen, die hier gewonnenen Ergebnisse von keiner grösseren Tragweite sein konnten, so möchte ich an dieser Stelle von meinem Gegenstand abschweifen und die schönen und übersichtlichen Bilder bei Cycl. brevic. einer etwas eingehenderen Besprechung unterziehen.

Aus dem Stadium der Fig. 9—11 geht das der Fig. 12—14 hervor. Die Spindel hat die bekannte Tonnenform angenommen, welche so häufig schon bei der ersten Richtungstheilung beobachtet worden ist. Der innere, flach gewölbte Boden der Tonne ist von einer dunkel gefärbten Kappe bedeckt, während der periphere Boden mit der Eiperipherie unmittelbar zusammenzufallen scheint. Die zwölf Vierergruppen haben sich bedeutend verkürzt, und die Querkerben sind wieder undeutlicher geworden (Polansicht Fig. 12). Dagegen hat sich die Längsspalte, wie aus den Seitenansichten der Fig. 13 und 14 hervorgeht, eher wieder etwas erweitert. Man hat hier also den Zustand der grössten Contraktion der Vierergruppen — wenn man so bildlich sagen darf — vor sich und es wird sich herausstellen, dass noch während des Auseinanderrückens der Tochtergruppen eine Wiederverlängerung der doppelwerthigen (quergetheilten) Tochterelemente Platz greift, ein Verhältniss, dem wir auch wieder bei der zweiten Richtungstheilung und ebenso bei den „heterotypischen" Theilungen der Furchungsstadien in besonders ausgeprägter Weise begegnen werden. Ich will im Folgenden die eben besprochene Verkürzung der Elemente im Aequatorialplatten- oder Asterstadium als „astrale Verkürzung" bezeichnen und sie der in den späteren Phasen des Dyasterstadiums bemerklichen „dyastralen Verkürzung" gegenüberstellen.

Das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen und die Abschnürung des ersten Richtungskörpers ist in Fig. 15 und 16 dargestellt. Man kann in der gedrängten Masse der Chromosomen deutlich die Schleifenform einzelner Individuen erkennen. Diese Schleifen zeigen keinerlei Andeutung einer Längsspaltung, es müssen also Tochterschleifen sein, und man wird daher zu der Ansicht geführt, dass bei der ersten Richtungstheilung, wie bei allen typischen Mitosen, die durch Längsspaltung entstandenen Tochterschleifen auseinanderweichen. Dass es deren jederseits

zwölf sind, geht aus einer etwas späteren, in Fig. 17 dargestellten Phase hervor. Die Chromosomen haben sich wieder bedeutend verkleinert (dyastrale Verkürzung) und einzelne zeigen deutlich die Winkelform, die durch Contraktion aus der Schleifenform hervorgegangen sein muss. Die Stäbchenform, in welcher sich die übrigen darstellen, ist wohl nur eine scheinbare und in der Lage derselben begründet. Deutlich geht auch die Zwölfzahl der je an einen Pol rückenden Elemente aus denjenigen Bildern hervor, in welchen der abgeschnürte erste Richtungskörper in Polansicht zu sehen ist (Fig. 25). Es kann also wohl der Satz aufgestellt werden, dass bei der ersten Richtungstheilung von Cycl. brevic. die Vertheilung in der Weise erfolgt, dass die Vierergruppen entlang dem Längsspalt durchschnitten werden und dass die im Eikern verbleibenden doppelwerthigen Tochterschleifen unter Uebergang zur Winkelform sich bedeutend verkürzen, um sich **sofort** wieder in der Aequatorialebene des Spindelrestes zusammenzuordnen.

Was ist nun das Schicksal dieser zwölf im Eikern verbleibenden Winkel, denen auf Grund der Entstehungsgeschichte der Vierergruppen eine Zweiwerthigkeit zuerkannt werden muss?

Es sei gleich hier bemerkt, dass ich bei der Untersuchung der folgenden Stadien auf Erscheinungen gestossen bin, die für mich sehr überraschend waren und jedenfalls nicht dem Rückert'schen Schema entsprechen; ich muss mich damit begnügen, hier die Thatsachen aufzuzeichnen und die mir als nächstliegend erscheinende Deutung als eine provisorische hinstellen. Der Kernpunkt der Sache ist folgender: Die Vorstadien der ersten Richtungstheilung zeigten, wie erinnerlich, zwölf Vierergruppen in der bekannten Zusammensetzung, also Verhältnisse, wie sie mit den für Cyclops strenuus, für die Calaniden und für Canthocamptus beschriebenen im Wesentlichen sich decken. Wenn auch für Cyclops brevicornis die früheren Vorstadien nicht genau untersucht worden sind, so darf doch wohl ohne Weiteres angenommen werden — und die mir vorliegenden Bilder weisen thatsächlich auch darauf hin —, dass diese Vierergruppen, rein morphologisch betrachtet, die Zusammensetzung $\frac{ab}{ab}, \frac{cd}{cd} \cdots$ haben. Nun sehen wir plötzlich

in der Aequatorialplatte der zweiten Richtungstheilung sechs chromatische Gebilde auftreten, die in ihrem Bau auf den ersten Anblick hin auch wieder an die Vierergruppen der ersten Theilung erinnern (Fig. 18 und 19, verglichen mit Fig. 6 und 11). Zum Mindesten stellen sich dieselben in reiner Polansicht (Fig. 18) als zwei bacillenartig aneinander gereihte Stäbchen dar und erinnern so an die Kantenansichten der Vierergruppen bei den Copepoden (z. B. Fig. 6).

Durch ein Merkmal freilich unterscheiden sie sich von den bei der ersten Theilung auftretenden Vierergruppen: Der Längsspalt ist nämlich in diesem Stadium in der Mitte stets unterbrochen und das ganze Chromatingebilde hat demnach mehr eine X- od. H-förmige (Fig. 19, 21, 22) oder auch eine Y-ähnliche (Fig. 20, 28) Gestalt. Mitunter stossen sogar die beiden Hälften in T-Form aufeinander (Fig. 23). Besonders instruktiv sind aber diejenigen Fälle, in denen sich das einzelne Gebilde aus zwei hufeisenförmigen Schleifen zusammensetzt, die sich mit ihrer Mitte gegeneinander zu lehnen scheinen (Fig. 21 und namentlich Fig. 24). In diesem Fall wird man an das Zustandekommen jener ophiurenartigen Figuren erinnert, welche nach O. Hertwig in den Vorstadien der Samenreifung von Ascaris auftreten: auch hier legen sich, allerdings zu je vieren, die gekrümmten Chromatinschleifen mit ihren konvexen Seiten aneinander.

Unmittelbar vor der zweiten Theilung ändert sich die Gestalt der Chromatingebilde noch einmal. Die Fig. 25 (aus einem Eisack), sowie Fig. 26 und 27 (aus einem andern, demselben, dem die Polansicht Fig. 28 entnommen ist) zeigen endlich die fertige zweite Richtungsspindel, in deren Aequatorialplatte sechs „Doppelstäbchen“, d. h. zwölf paarweise zusammengelagerte Elemente wahrzunehmen sind. Namentlich das in Fig. 25 dargestellte Bild lässt dieses Verhältniss deutlich erkennen, und durch das nämliche Bild werden wir gleichzeitig wieder an den Zustand erinnert, aus welchem sich diese sechs „Doppelstäbchen“ entwickelt haben müssen: denn der erste Richtungskörper, der offenbar auf einer früheren Phase stehen geblieben ist, zeigt in Polansicht immer noch die zwölf ursprünglichen schleifenförmigen Elemente.

Wie sind die sechs „Doppelstäbchen“ der zweiten Richtungstheilung auf die zwölf Schleifen des ersten Richtungsdyasters zurückzuführen? An und für sich wäre eine ganze Reihe von

Möglichkeiten denkbar, aber die Zahl derselben wird durch die thatsächlichen Befunde sofort auf eine oder höchstens zwei eingeschränkt.

Man könnte vor allem daran denken, dass zwischen der ersten und zweiten Theilung die Elemente sich wieder zu einem Fadenknäuel zusammenschliessen, dass dann dieser Knäuel sich unter gleichzeitiger Längsspaltung in sechs Segmente zerlegt und dass die sechs „Doppelstäbchen" der zweiten Spindel also längsgespaltene Chromosomen darstellen [1]). Gegen diese Annahme würde aber entschieden sprechen, dass ich in den zahlreichen Eisäcken, welche die betreffenden Stadien enthalten, niemals ein Bild vorgefunden habe, welches auf eine Rekonstruktion des Knäuels hingewiesen hätte. Auch bei andern genauer untersuchten Objekten ist etwas derartiges bekanntlich nicht beobachtet worden, und so müssen wir, wie ich glaube, diese erste Möglichkeit mit voller Bestimmtheit ausschalten.

Eine zweite Möglichkeit wäre die, dass bei der ersten Theilung die zwölf Vierergruppen als solche zu je sechs an die beiden Pole treten, dass also der im Ei zurückbleibende Spindelrest von vornherein sechs Vierergruppen enthält, welche sich in sechs Doppelstäbchen verwandeln. Man könnte sich dabei auf die Vorstadien der ersten Theilung beziehen, in welchen die Vierergruppen vorübergehend in zwei Ebenen angeordnet sind. Allein auch gegen diese Möglichkeit spricht ohne Weiteres der Umstand, dass, wie z. B. aus den Fig. 16 und 17 einerseits, aus Fig. 25 andrerseits hervorgeht, Eikern und erster Richtungskörper je zwölf ungespaltene, schleifen- oder winkelförmige Elemente erhalten. Weder die Bilder, welche das Auseinanderweichen der Elemente bei der ersten Theilung darstellen (Fig. 15, 16, 17), noch das Aussehen der in den ersten Richtungskörper aufgenommenen Chromosomen geben irgend einen Anhaltspunkt zu der Auffassung, dass eine Vertheilung der Vierergruppen als solcher stattgefnnden hat. Alles weist vielmehr darauf hin, dass hier derselbe Vorgang stattgefunden hat, wie bei allen typischen Mitosen, nämlich eine Scheidung der Elemente entlang dem präformirten Längsspalt. Und so drängen denn, nach Ausschaltung auch dieser zweiten Möglichkeit, alle Bilder zu der Auffassung hin, dass die zwölf im Spindelrest zurückgebliebenen Schleifen irgendwie zu den sechs „Doppelstäbchen" der zweiten Aequatorialplatte paarweise zusammengetreten sein müssen.

Es sind hier zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen: nach-

1) Dieselben müssten dann, wie leicht zu sehen ist, die Zusammensetzung $\frac{abcd}{abcd}$ haben. Im Dyaster der ersten Theilung traten nämlich zwölf zweiwerthige Elemente von der Zusammensetzung *ab*, *cd* ... auf und da aus dem hypothetischen Knäuel nur sechs Elemente hervorgehen, so müssten dieselben vierwerthig sein, also der Formel *abcd* entsprechen.

dem die vorübergehende dyastrale Verkürzung der Elemente (Fig. 17) wieder einer Verlängerung Platz gemacht hat, können sich dieselben entweder in der Weise zusammenlegen, dass je zwei winkelförmige Elemente mit ihren Spitzen aneinanderstossen oder aber dass sich die Elemente ausstrecken und sich paarweise parallel lagern. Im ersteren Fall würden zwei winkelförmige (doppelwerthige) Elemente $^{a}_{b}>$ und $^{c}_{d}>$ sich zur Figur $^{a}_{b}><^{c}_{d}$ zusammenlegen, wie die Chromosomen in der Hertwig'schen Ophiure, und es würden dann die „Doppelstäbchen" einer Zerlegung dieses Kreuzes in zwei Hälften ihre Entstehung verdanken können, nämlich nach dem Schema $^{a}_{b}\asymp^{c}_{d}$. Die X- und H-förmigen Elemente der Figuren 19, 21, 22 und namentlich 24, sowie die Y-förmigen in Fig. 20 liessen sich wenigstens sehr gut mit dieser Auffassung in Einklang bringen (1. Fall).

Im zweiten Fall würden sich die winkelförmigen Elemente nach Aufhebung der dyastralen Verkürzung ausstrecken und sich je mit einem Partner zusammenlegen, nach der Formel $^{a}_{c}\asymp^{b}_{d}$. Hierauf weisen einigermaassen die Figuren 22 und 28 hin (2. Fall).

Welcher der beiden Fälle in Wirklichkeit Geltung hat, darüber lässt sich auf Grund der Beobachtungen bei Cyclops brevic. kein endgültiges Urtheil fällen. Es muss sogar der Möglichkeit Raum gegeben werden, dass beide Fälle gleichzeitig nebeneinander vorkommen. Immerhin dürften aber die Erscheinungen, im Ganzen genommen, mehr darauf hinweisen, dass der erste Fall die Regel ist.

Das weitere Schicksal der Doppelstäbe ergibt sich wieder mit grösserer Deutlichkeit aus den folgenden Figuren. Die zweite Richtungsspindel, welche bisher die bekannte Tonnenform gezeigt hat, wandelt sich nunmehr, indem sich der innere Boden der Tonne zuspitzt, in die Gestalt eines Spitzgeschosses oder einer Granate um und gleichzeitig tritt die Phase der Metakinese ein (Fig. 29 und 30). Die Figur 29 zeigt die auseinanderweichenden Chromosomen theils in Gestalt flacher Bögen, theils in Winkelform, in Figur 30 haben sie nur noch das letztere Aussehen und dasselbe ist auch noch im Dyaster (Fig. 31) bewahrt.

In Figur 32 ist ein Querschnitt durch einen Dyaster abgebildet. Die sechs winkelförmigen Chromosomen stellen sich demgemäss als Doppelpünktchen dar. Derartige Querschnitte durch die Winkel sind auch in der schiefen Dyasteransicht Figur 33 zu erkennen.

Wie schon nach den Bildern Fig. 25 bis 27 anzunehmen war, erfolgt also die dicentrische Vertheilung der Elemente in der Weise, dass von jedem „Doppelstäbchen" je ein Stäbchen in Schleifen- oder Winkelform an die Pole tritt. Nach dem vorausgehenden haben diese Elemente entweder die Zusammensetzung *ac* (1. Fall) oder *ab* (2. Fall), und es lässt sich also als ein für Cycl. brevic. charakteristisches und offenbar aussergewöhnliches Vorkommniss feststellen, dass auch bei der zweiten Theilung doppelwerthige Elemente auf die beiden Pole vertheilt werden. Ob jedes derselben aus zwei im ursprünglichen Faden benachbarten Elementen sich zusammensetzt, oder ob eine Neukombinirung stattgefunden hat, muss dabei dahingestellt bleiben. Jedenfalls stehen aber die Ergebnisse im besten Einklang mit den bei andern Objekten gewonnenen Thatsachen; in der zweiten Richtungstheilung erfolgt eine Vertheilung der Elemente ohne vorhergehende zweite Längsspaltung. Die zweite Richtungstheilung ist also eine Reduktionstheilung im Sinne Weismann's.

Bei anderen Formen, speciell bei anderen Copepoden, dürfte der Vorgang etwas einfacher verlaufen. Die Untersuchungen Rückert's haben es sehr wahrscheinlich gemacht, dass bei den von ihm untersuchten Formen bei der ersten Richtungstheilung eine Zerlegung der Vierergruppen $\frac{ab}{ab}$ gleichfalls nach dem Schema



erfolgt, und die Beobachtungen bei Canthocamptus weisen auf das Bestimmteste darauf hin, dass sich bei der zweiten Theilung die Gruppen *ab* zerlegen, dass also dieselbe nach dem Querspalt erfolgt. Bei Cyclops brevicornis dagegen liegt insofern eine Complikation vor, als sich die Elemente nach der ersten Theilung wieder zu Pseudo-Vierergruppen zusammenschliessen, welche bei der zweiten Theilung wieder in zweiwerthige Elemente zerfallen. Wie man sich auch die Zusammensetzung der Pseudo-Vierergruppen zu denken hat, auf jeden Fall tritt auch hier wieder als Ausgangspunkt für die Auseinanderscheidung der Elemente an Stelle des Längsspalts eine Quertheilung und zwar

entweder mit oder ohne vorhergehende Umkombinirung der Elemente. Im ersten Fall würde der Vertheilungsakt, wie aus der Formel $\begin{smallmatrix} a \\ b \end{smallmatrix} > < \begin{smallmatrix} c \\ d \end{smallmatrix} = \begin{smallmatrix} a \\ b \end{smallmatrix} \asymp \begin{smallmatrix} c \\ d \end{smallmatrix}$ hervorgeht, auf den Quertheilungen $a|b$, $c|d$ . . ., im zweiten Fall auf den Kerben $ab|cd|ef$ . . . . beruhen.

Centrosomen und Sphären der Richtungstheilungen.

Schon bei der Besprechung der ersten Richtungstheilung wurde einzelner Gebilde gedacht, welche mit den Centrosomen bezw. mit deren Sphären in Beziehung zu bringen sind. Ich verweise im Besondern nochmals auf die Abbildungen Fig. 7 und 10, zwischen welchen allerdings in dieser Richtung kein Zusammenhang festgestellt werden konnte.

Auch bei der zweiten Theilung treten Verhältnisse auf, die sich mit unsern sonstigen Anschauungen über das Wesen und die Bedeutung der Centrosomen nicht ohne Weiteres in Einklang bringen lassen. Nach erfolgter Abschnürung des ersten Richtungskörpers ist die innere Kuppe des Spindelrestes häufig von einer dunkel gefärbten Plasmahaube bedeckt (Fig. 22). Aus dem domförmigen Spindelrest geht dann die breite Tonnenfigur hervor (Fig. 26, 27), und nun bemerkt man am inneren Boden der Tonne eine Anzahl dunkel gefärbter Körnchen. Mitunter ist je eines derselben an den Ecken der Figur wahrzunehmen (Fig. 26), doch kommen auch Fälle vor, in denen mehrere in gleicher Weise gefärbte Körnchen — in einem Fall waren es sechs — auf den inneren Boden der Tonne vertheilt sind. Sie heben sich zu bestimmt von den Spindelfasern ab, als dass sie etwa als die gefärbten Enden derselben betrachtet werden könnten, und stellen jedenfalls organisirte oder nichtorganisirte Körperchen von ganz distinkter Beschaffenheit dar. Wenn dann die Spindel die Granatenform angenommen hat (Fig. 29 und 30), so ist an der Spitze derselben bei den angewandten Methoden kein derartiges Körperchen mehr zu erkennen, dagegen befinden sich oberhalb derselben mehrere Krümmel einer dunkel färbbaren Substanz, welche unter Umständen in Kranzform angeordnet sind (Fig. 29a; vergl. auch Fig. 10).

Da die Frage von meinem eigentlichen Gegenstand seitab liegt, so möchte ich an dieser Stelle keinen Versuch machen, diese Vorkommnisse mit den Befunden anderer Beobachter in Einklang zu bringen. Die Frage nach der Mechanik der Richtungstheilungen wird voraussichtlich noch für längere Zeit den Boden für interessante Untersuchungen abgeben und es erwächst daher dem einzelnen Beobachter die Pflicht, seine Befunde möglichst genau zu registriren und zur Verwerthung bereit zu stellen.

Ueber die „Zurückwanderung" des zweiten Richtungskörpers.

Rückert hat es in einem kürzlich erschienen Aufsatz[1]) beanstandet, dass ich bei Cyclops von einer aktiven Zurückwanderung des abgeschnürten (zweiten) Richtungskörpers[2]) gesprochen habe. Nach Rückert handelt es sich hier „nicht um eine aktive Zurückwanderung eines ausgetretenen Richtungskörpers in das Ei, sondern um eine Nichtausstossung dieses Körpers in Folge von Persistenz der tangentialen Stellung der zweiten Richtungsspindel".

Demgegenüber stelle ich für Cyclops brevicornis fest, dass, wie schon aus der Figurenreihe 34—40 hervorgeht, die definitive Lage der zweiten Richtungsspindel eine durchaus verschiedene ist: sie wechselt von einer rein radiären Stellung bis zu einer tangentialen Lage. Demgemäss wird der zweite Richtungskörper entweder wirklich nach aussen abgestossen, bezw. er bleibt mit dem Ei nur durch einen dünnen Plasmastiel in Verbindung (Fig. 35), oder aber er bleibt in Folge der tangentialen Lage der Spindelfigur mehr oder weniger vom Eiplasma umschlossen (Fig. 37—40). Dieselben Bilder kommen nebeneinander in denselben Eisäcken vor, ich konnte indess nicht ermitteln, welche Bedingungen das eine oder das andere hervorrufen, wenn auch in einzelnen Fällen der Gegendruck benachbarter Eier auf die Unterdrückung der Durchschnürung von einem gewissen Einfluss zu sein schien.

Andererseits lässt sich nun aber für Cycl. brevic. der Nachweis erbringen, dass der zweite Richtungskörper in späteren Stadien mit Regelmässigkeit im Innern des Eies zu beobachten ist, und zwar anfänglich innerhalb einer der Furchungszellen, später, zur Zeit der Einwanderung der Genitalzellen, entweder an der Wandung der Furchungshöhle oder aber innerhalb einer der beiden Genitalzellen. Daraus ergiebt sich aber mit Rücksicht auf das oben Gesagte, dass die Wiederaufnahme und Zurückwanderung des Richtungskörpers ganz unabhängig von dem Umstand erfolgt, ob eine wirkliche Abschnürung desselben vorangegangen ist oder ob er in Folge der tangentialen Lage der Spindel von vornherein im Eiplasma verblieben ist.

Was ferner meinen Ausdruck „aktive" Zurückwanderung anbelangt, so halte ich ihn auch jetzt noch in demselhen Sinne aufrecht, wie früher. Gleichwie der Spermakern, so bewegt sich doch wohl auch der Richtungskörper innerhalb des Eiplasmas auf Grund der zwischen Kern und Plasma bestehenden Wechselbeziehungen

1) Zur Befruchtung von Cyclops strenuus, An. Anz. 10. Bd. 1895. p. 713.

2) Der erste Richtungskörper scheint, so viel ich sehe, bei Cyclops brevicornis stets ausserhalb der Eier zu bleiben. Er erleidet innerhalb der Ei- und Eisackmembranen beträchtliche Verschiebungen und dürfte schliesslich zu Grunde gehen.

dynamischer und chemotaktischer Natur, Wechselbeziehungen, welche den Kern in eine Gleichgewichtslage zu bringen suchen. Ich fasse daher den Ausdruck nicht etwa im Sinne von „amöboider Bewegung“ auf, sondern möchte durch denselben nur andeuten, dass der Richtungskörper nicht etwa durch Contraktion des Eiplasmas, durch den Zug fibrillärer Gebilde oder etwas derartiges in das Ei-Innere befördert wird.

Dass übrigens die Wanderung des Richtungskörpers ins Innere etwa eine Folge der Anziehung einer der beiden Attraktionssphären des ersten Furchungskernes sein könnte, wie Rückert für Cyclops strenuus will, hat für C. brevic. ebenfalls keine Geltung. Denn hier erfolgt die Einwanderung ganz unabhängig von dem ersten Theilungsvorgang, gewöhnlich erst in einem der nächsten Furchungsstadien, und vollends im Blastodermstadium muss das weitere Vorrücken des Richtungskörpers gegen die Ei-Mitte zu als ein Vorgang betrachtet werden, der ganz unabhängig von irgend einer Attraktionssphäre ist.

3. Die Befruchtung von Cyclops brevicornis.

Lagebeziehungen zwischen Spermakern, Richtungsspindeln und Furchungsspindel.

Die Spermatozoen dringen während des Austritts der Eier aus den Ovidukten in die ersteren ein; wenigstens sieht man in den jüngsten Stadien, welche überhaupt in den Eisäcken vorkommen, nämlich in denjenigen, welche jene eigenthümliche symmetrische Anordnung der Chromosomen zeigen, den Spermakern eben noch in der äussersten Zone des Eiplasmas stecken (Fig. 1). Es scheint dieses Verhalten, so weit sich aus den vorliegenden Angaben entnehmen lässt, bei den Copepoden die Regel zu sein, während allerdings bei Diaptomus das Eindringen des Spermatozoons in das Ei bereits im Ovidukt stattfinden kann [1]).

Der länglich-ovale oder stiftförmige Spermakern, welcher zunächst eine gleichmässig dunkle Tinktion annimmt, ist schon auf den ersten Etappen seiner Wanderung mit seiner Längsaxe auf den Punkt der Eioberfläche eingerichtet, an welchem die Richtungskörperbildung stattfindet (Fig. 41). Er ist von einem hellen Hof umgeben, den ich als Schrumpfungsprodukt auffasse; von einer vorausmarschirenden Sphäre oder von einer radiären Anordnung der Dotterschollen ist vorläufig nichts zu erkennen.

1) Vorst. d. Eireif., p. 226 Anm., Tab. XVI, Fig. 42. In zwei Fällen beobachtete ich auch bei Cyclops brevic. bereits in den Oviduktеiern eine Anordnung der Vierergruppen in Aequatorialplattenstellung. Ein Spermakern war jedoch in den betreffenden Eiern nicht zu ermitteln.

Ich möchte gleich hier die örtlichen Beziehungen zwischen der Eintrittsstelle des Spermakerns, der Lage der Richtungsspindeln und der Richtung der Furchungsspindel besprechen, um den Zusammenhang der folgenden Abschnitte nicht mehr unterbrechen zu müssen.

Rückert[1]) glaubt auf Grund seiner Untersuchungen an Cyclops strenuus den Schluss ziehen zu dürfen, „dass die Richtung der ersten Furchungstheilung schon von vornherein durch die Stellung der Spermatocentren am Spermakern gegeben sei, dass mit andern Worten der Samenkern die Richtung der ersten Furchungstheilung bestimmt, während der Eikern sich dieser Richtung akkommodirt, gleichviel, an welcher Stelle der Eioberfläche er seine Entstehung aus der zweiten Richtungsspindel genommen hat."

Nach Rückert dürften nämlich der Spermakern und seine Sphären, nachdem die letzteren einmal einander opponirt sind, ihre Stellung im Ei nicht mehr verändern, und der Eikern wird, vermuthlich in Folge der Zugwirkung der Sphären, zwischen dieselben hereingezogen. Welche Faktoren indess die Gesammtrichtung des einwandernden Spermakerns und späterhin die Lage der einander opponirten Sphären bestimmen, darüber vermag der genannte Forscher keine Auskunft zu geben.

Ich bin in dieser Hinsicht bei C. brevic. zu ganz unzweideutigen Ergebnissen gelangt und glaube, dass die oben citirte Auffassung Rückert's im Rahmen derselben sehr wohl einen Platz findet.

Die Eier von C. brevic. sind in den Eisäcken im grossen Ganzen in langen Kolonnen angeordnet. Anfangs freilich, im frisch gebildeten Eisack, ist ihre Lage eine etwas andere: Die Eier quellen nämlich offenbar in schraubenförmiger Drehung aus der Oviduktöffnung hervor und demgemäss ist auch ihre anfängliche Lage im Eisack eine mehr spiralige, d. h. die Ei-Kolonnen legen sich zunächst in flachen Touren umeinander, wie die einzelnen Stränge eines Taues. Erst später erfolgt dann die Parallellagerung der Kolonnen.

Mit diesen Verhältnissen hängen nun die Lagebeziehungen

---

1) Z. Befr. v. Cycl. str., p. 722.

zwischen Spermakern, Richtungsspindeln und erster Furchungsspindel zusammen. Die unter spiraliger Drehung hervorquellenden Eier passiren nämlich, eins nach dem andern, die innere Oeffnung des Receptaculum seminis und nehmen währenddessen das Spermatozoon auf. Rekonstruirt man daher aus einer Anzahl hintereinandergelegener Schnitte die gegenseitige Lage von Spermakern und Richtungsspindel in den einzelnen Eiern, so findet man, dass die eben eingedrungenen Spermatozoen innerhalb jeder einzelnen Kolonne im Allgemeinen in einer Spirale angeordnet sind (vergl. Fig. 41, rechte Kolonne, in welcher auch die auf die Richtungsspindel zugewandte Direktion der Spermakerne zu ersehen ist) [1]).

In älteren Eisäcken, in welchen die Touren der Spirale sich zu parallelen Reihen zu strecken beginnen, treten zunächst keine festen Lagebeziehungen mehr zwischen den einzelnen Eibestandtheilen hervor. Die Lage des zweiten Richtungskörpers ist eine durchaus unregelmässige, da naturgemäss der Punkt, wo die Richtungstheilung stattgefunden hat, inzwischen mehrfache Verschiebungen erlitten hat. Der Spermakern, welcher nunmehr die Bläschenform annimmt und an seinem dem Eikern zugewandten Pole ein sphärenähnliches Gebilde erkennen lässt (Fig. 39), hält zunächst noch seine anfängliche Direktion auf den neugebildeten Eikern ein, bald aber beginnen beide, Spermakern und Eikern, unter raschem und bedeutendem Grössenwachsthum und gegenseitiger Annäherung dem Eicentrum zuzustreben. Es scheint, dass vor dem Auftreten der Spermasphären die gegenseitige „Attraktion" der beiden Kerne das bestimmende Moment für die Wanderung des Spermakerns ist, nach erfolgter Ausbildung und Opposition der beiden Spermasphären suchen dagegen diese letzteren, sich in ihre gesetzmässige Gleichgewichtslage im Ei einzustellen und übernehmen dabei gleichzeitig auch eine gewisse Direktion über die beiden Kerne. Ich verzichte darauf, zum Belege dieser Auffassung eine grössere Anzahl von Bildern zu geben, da ich mit Rückert glaube, dass nur Be-

1) Ueber die Lage der Richtungsspindeln selbst, welche vermuthlich auch bei C. brevic. schon im Ovidukt durch das Aufsteigen des Keimbläschens bestimmt wird, lassen sich keine Angaben machen; doch tritt auch hier zuweilen eine spiralige Anordnung innerhalb der Kolonnen hervor.

obachtungen am lebenden Ei in dieser Hinsicht volle Klarheit schaffen können. Ich bemerke nur, dass ich auf Grund meiner Bilder die Angaben Rückert's bestätigen kann, wonach nur am Spermakern Sphären auftreten und der Eikern anfänglich nur mit einer derselben, nämlich mit der dem zweiten Richtungskörper zunächstgelegenen in Berührung tritt (Fig. 43, verglichen mit Rückert's Fig. 4 und 5 in Z. Befr. v. C. str.).

Während sich aus den eben erwähnten Phasen nichts bestimmtes bezüglich der Lagebeziehungen entnehmen lässt, zeigen nun aber die ersten Furchungsspindeln innerhalb der Eisäcke eine ganz bestimmte Lagerung, insofern sie im grossen Ganzen mit ihrer Längsaxe stets in der Richtung des grössten Durchmessers des Eies und senkrecht zur Richtung der einzelnen Kolonnen, also senkrecht zur grössten Druckrichtung gelagert sind, ein Verhältniss, das mit den bei andern Objekten gefundenen gut im Einklang steht (vergl. Fig. 42).

Es würde daraus folgen, dass die Lage der Spermasphären und damit des ganzen Theilungssystems abhängig ist von der Gestalt der Eier und von ihrer Lage im Eisack. Auch einige Figuren Rückert's (Fig. 4—6) weisen übrigens auf ein derartiges Verhältniss hin, aber das Zusammentreffen der Längsrichtung des ellipsoidischen Spermakerns und der Verbindungslinie der Sphären mit der Längsaxe des Eies ist nach Rückert „ein zufälliges, denn die längliche Form der abgebildeten Eier ist nur durch eine Abplattung bedingt, welche dieselben innerhalb des Eisäckchens erfahren haben, und hat mit der Richtung der bevorstehenden Furchungstheilung nichts zu thun". Dass Rückert zu dieser zweifellos irrigen Annahme gelangt ist, mag vielleicht seinen Grund in der geringeren Zahl von Eiern und in der mehr rundlichen Gestalt der Eisäcke des pelagischen C. str. haben.

Die Frage, auf welche nach meiner Ansicht die ganz unzweideutigen Beobachtungen bei Cyclops brevicornis hinauslaufen, scheint sich mir also mit der allgemein zelltheilungs-mechanischen Frage zu decken, welche Faktoren die Stellung der Theilungsspindeln innerhalb der Zellen bestimmen. Ich habe auf letztere Frage bereits an anderer Stelle [1]) eine Antwort zu geben versucht,

1) Ueber den heutigen Standpunkt der Centrosomafrage. Verh. d. deutschen Zool. Ges. 1894.

und inzwischen ist die Vorstellung, es handle sich hierbei um die Bildung von Gleichgewichtslagen zwischen verschiedenwerthigen, dynamischen und chemotaktischen Centren, auch von anderer Seite [1]) in ihren wesentlichen Zügen behauptet und verfochten worden. Ich bin mir wohl bewusst, dass mit der Annahme ausserordentlich komplicirter Wechselwirkungen zwischen Kern, Centrosoma und Plasma nichts weniger als ein einfacher Erklärungsversuch gegeben ist. Aber ich bin der festen Ueberzeugung, damit unseren heutigen Gesammtanschauungen bezüglich der cellulären Lebenserscheinungen erheblich näher zu stehen, als diejenigen Autoren, welche in dem Bestreben, die van Beneden-Boveri'sche Theorie auszubauen und ihre Widersprüche auszugleichen, die achromatischen Fäden sich als Gebilde vorstellen, welche die Eigenschaften von Gummischnüren und Fischbeinstäben haben [2]).

Das Verhalten der chromatischen Substanz während der Theilung.

Die Figuren 44 und 45 geben Polansichten des Asterstadiums der ersten Furchungsspindel wieder. In Fig. 44 sind etwa zwölf, theilweise noch zusammenhängende Chromatinschleifen zu zählen; in denjenigen der untern Kernhälfte befindet sich die Längsspaltung in einem fortgeschritteneren Stadium.

Besonders lehrreich hinsichtlich der Hauptfrage ist Fig. 45. Schon bei schwächerer Vergrösserung ist deutlich eine Anordnung des Chromatins in zwei Gruppen zu erkennen. Bei stärkerer Vergrösserung überzeugt man sich, dass die Elemente der linken Hälfte noch eine kontinuirliche Kette bilden, während sich in der rechten sechs grössere Schleifen vorfinden, die aber in der Mitte eine knickartige Unterbrechung zeigen. Auch der Knäuel links weist übrigens eine grössere Anzahl von Unterabtheilungen auf, welche ihrer Grösse nach den Schleifenhälften der rechten Seite entsprechen dürften. Bezüglich der Anzahl dieser Unterabtheilungen lässt sich in Folge der verschiedenen Windungen

1) Vergl. den Vortrag H. E. Ziegler's auf der Strassburger Versammlung. Verh. d. deutschen Zool. Ges. 1895.

2) Vergl. hierzu namentlich die mechanischen Vorstellungen in den letzten Arbeiten M. Heidenhain's.

des Fadens nichts Bestimmtes aussagen, indessen kann das Bild sehr gut unter der Annahme einer Zwölftheiligkeit des linken Knäuels verstanden werden.

Auf die Zahlenverhältnisse werde ich weiter unten zurückkommen und möchte hier nur noch darauf hinweisen, dass die Anordnung des Chromatins in zwei Gruppen und die Verschiedenheit der Phasen, in welchen sich diese beiden Gruppen befinden, wohl schwerlich anders gedeutet werden kann, als dass hier die väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile noch in räumlich getrennter und physiologisch differenter Verfassung sich befinden.

Die Figur 46 stellt dasselbe Stadium in Seitenansicht dar. Man kann noch deutlich die Umrisse der beiden Kernräume erkennen, die zwei längliche, flach in einandergedrückte Ovale bilden [1]).

Die Fig. 47—49 bringen den Beginn der Metakinese zur Anschauung. Die Trennung der Tochterhälften beginnt an dem einen Schleifenende und die beiden Tochterschleifen kriechen dann — bildlich genommen — am Umfang der Spindel entlang gegen die Pole zu, indem sie nach einiger Zeit das vorankriechende Ende zurückbiegen (Fig. 48, 49). Zuweilen mag es übrigens wohl auch vorkommen, dass die Trennung der Tochterelemente zunächst in der Mitte der Schleifen erfolgt und dass also auf diese Weise ringförmige Figuren entstehen; doch habe ich mich bei Cyclops brevicornis [2]) nicht mit Bestimmtheit davon überzeugen können, dass der Vorgang auch in dieser Weise verlaufen kann, und möchte den zuerst beschriebenen Gang wenigstens für die Regel halten.

Während der Metakinese haben sich die auseinander-

1) Ich vermag leider keine nähere Auskunft bezüglich des Bildes zu geben, in welchem ich die erste Furchungsspindel schon im Asterstadium als vierzipflig dargestellt habe (d. Eib. b. Cycl. u. Canth., Fig. 27a). Da ich in meinen neuen Präparaten etwas ähnliches nicht mehr gefunden habe, so muss ich der Möglichkeit Raum geben, dass es sich um eine Abnormität oder ein Anschnittsbild des in Fig. 46 gegebenen Stadiums handle.

2) Vergl. auch die Darstellung der ersten Furchungsspindel von Cyclops agilis in: Die heterotypische Kerntheilung im Cyclus der generativen Zellen. Ber. Nat. Ges. Freib. 6 Bd. 1892. Tab. XII. Fig. 3c.

weichenden Elemente bedeutend in die Länge gezogen Fig. 47, um sodann, nach vollständiger Durchtrennung im Aequator, rasch in die dyastrale Verkürzung einzugehen (Fig. 48, 50). Die Dyaster selbst liefern nun jene höchst bemerkenswerthen, auch schon von Rückert[1]) beobachteten Bilder, in denen die Chromosomen wieder eine Vertheilung auf zwei Gruppen zeigen. Schon in der Seitenansicht der Spindel (Fig. 50) kann dies hervortreten, viel deutlicher aber noch auf Querschnitten durch die auseinanderweichenden Chromosomengruppen: während zuweilen, z. B. in Fig. 51 die Gruppirung allerdings verwischt ist, kommt sie in den Querschnitten Fig. 52 und 53 in unzweideutiger Weise zum Ausdruck. In jeder Gruppe treten, wie man mit vollkommener Sicherheit nachweisen kann, die doppelpunktförmigen Querschnitte von sechs Schleifen auf. Im ganzen gelangen also im Dyaster der ersten Furchungstheilung an jeden Pol zwölf Schleifen, von welchen sechs dem väterlichen, sechs dem mütterlichen Kern entstammen.

Ich möchte hier kurz auf die Zahlenverhältnisse zurückkommen. Nach allem, was wir aus sicheren Befunden, namentlich bei Salamandra, Ascaris und bei anderen Copepoden, wissen, ist die Anzahl der bei der ersten Richtungstheilung auftretenden Vierergruppen halb so gross als diejenige Zahl von Segmenten, in welche sich der Chromatinfaden bei den gewöhnlichen Mitosen zu zerlegen die Tendenz hat. Bei Cyclops brevicornis sind mit Sicherheit zwölf Vierergruppen beobachtet worden und es würden daher bei andern Theilungen vierundzwanzig Schleifen zu erwarten sein. In der That scheinen auch nach Rückert bei Cycl. stren. in jeder Tochterplatte der ersten Furchungstheilung 22 oder 24 Chromosomen aufzutreten[2]).

Schon bei der zweiten Richtungstheilung von Cycl. brevic. ist aber festgestellt worden, dass hier nur die Hälfte der zu erwartenden Zahl von Chromatinschleifen an die Pole tritt. Es wurde dieser Befund denn auch dahin gedeutet, dass dies zweiwerthige Elemente sein müssen. Dasselbe gilt für die erste

---

1) Rückert's frühste Beobachtungen setzen in einer Phase ein, in welcher sich die Tochterelemente bereits vollkommen von einander getrennt haben.

2) Z. Kenntn. d. Befr., p. 31; üb. d. Selbständigbleiben, p. 348.

Furchungstheilung. Die Polansichten des Asterstadiums (Fig. 45) weisen darauf hin, dass hier allerdings die Tendenz vorliegt, die normalen vierundzwanzig Elemente zur Entfaltung zu bringen, aber diese Tendenz kommt nicht zur Ausführung, die letzte Quertheilung wird unterdrückt und es treten daher doppelwerthige Elemente in der halben Anzahl an die Pole. Ich habe dies schon früher angegeben, habe mich aber dabei aus Gründen, auf welche ich unten zurückkommen werde, in den speciellen Zahlenverhältnissen getäuscht. In der Hauptsache kann ich aber jetzt auf Grund der vorliegenden unzweideutigen Beobachtungen bestätigen, dass die erste Furchungstheilung von C. brevic. eine plurivalente (speziell bivalente) Theilung ist, welche speziell nach dem (bei plurivalenten Theilungen häufigen) heterotypischen Modus verläuft[1]).

Ich verweise bezüglich der Bedeutung der plurivalenten Theilungen im Cyclus der generativen Zellen auf frühere Arbeiten[2]). Hier möchte ich nur noch einen Punkt erwähnen: je grösser die Anzahl von Objekten wird, bei welcher wir mit vollkommener Sicherheit die Zahlenverhältnisse der Chromosomen ermitteln können, um so mehr stellt sich heraus, dass die Tendenz des Chromatinfadens, sich gerade in vierundzwanzig Segmente zu zerlegen, eine ausserordentlich weit verbreitete ist. Aus den verschiedensten Metazoen- und Metaphytengruppen ist diese Zahl bekannt geworden und manche Fälle, für welche anfänglich anderslautende Angaben gemacht worden sind, haben sich späterhin in diesen Rahmen gefügt. Selbst Ascaris mit seinen vier sechstheiligen Schleifen reiht sich nach der Theorie der plurivalenten Theilungen hier ein.

Vielleicht stehen wir hier vor einer Eigenthümlichkeit der chromatischen Substanz von wichtiger morphologischer Bedeutung und ich möchte im Zusammenhang mit dieser Vermuthung nochmals auf die höchst eigenthümliche Einschaltung der Dreitheilung

1) In dieser Hinsicht ist es von Interesse, dass bei Cyclops strenuus, wo bei der ersten Furchungstheilung die volle Anzahl von (22 oder) 24 Chromosomen auftritt, den Rückert'schen Abbildungen zu Folge der heterotypische Theilungsmodus offenbar nicht vorliegt.

2) Ueber generative und embryonale Mitosen. Arch. f. mikr. An. 43. Bd. 1894 und: d. Vorst. d. Eir., 1895.

in den successiven Segmentirungsprozess hinweisen, welche bei Canthocamptus offenbar im Kampfe mit dem Zweitheilungsprinzip hervortritt [1]).

Die Zweitheiligkeit der ruhenden Kerne.

Wie auch Rückert für C. str. mitgetheilt hat, tritt zur Zeit, wenn das Chromatin der Tochterplatten sich in ein Ruhegerüst umwandelt, eine Anzahl bläschenförmiger Unterabtheilungen auf, welche späterhin confluiren (Fig. 55). Bei C. str. scheint nun eine einheitliche Kernblase aufzutreten, welche durch eine Art Scheidewand in zwei Kammern getheilt ist. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei Cyclops tenuicornis (wie ich früher beschrieben habe) und brevicornis, insofern hier die beiden Halbblasen keineswegs gegeneinander gepresst und abgeflacht sind, sondern offenbar während der ganzen Dauer des Ruhestadiums die Form selbständiger ovaler oder nierenförmiger Bläschen beibehalten, welche sich mit einer kleinen Fläche berühren, in der Weise, wie dies bei den Geschlechtskernen in den ersten Phasen der Copulation der Fall ist [2]).

Besonders bemerkenswerth ist noch Fig. 54, welche den einen sich rekonstruirenden Tochterkern in Polansicht wiedergibt. Hier sind vier ganz symmetrisch gebaute und symmetrisch gelegene Kernbläschen vorhanden, welche ausserdem die Eigenthümlichkeit zeigen, dass der Kernsaft der einen Gruppe auffallend dunkler ist als der der andern. Dieses Vorkommniss, welches in ähnlicher Weise von Rückert auch bei Cycl. str. beobachtet worden zu sein scheint [3]), kann ich nicht anders deuten, als dass hier die väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile auch jetzt noch nicht bloss räumlich getrennt, sondern auch physiologisch verschiedenwerthig sind. Ebenso wie in der Aequatorialplatte (Fig. 45), so stehen also auch hier noch die beiden Kernhälften nicht auf der nämlichen Phase der Entwicklung, bezw.

---

1) D. Vorst. d. Eir., p. 233.

2) Ob die Scheidewand wirklich nur eine Fortsetzung der sog. chromatischen Kernmembran, nicht der achromatischen darstellt, wie Rückert angiebt, erscheint mir für meine Form jedenfalls sehr zweifelhaft zu sein.

3) Z. Kenntn. d. Befr., p. 34.

der vegetativen Thätigkeit, ein Befund, auf den ich mit Rücksicht auf die später zu besprechenden Bilder besonders Werth legen möchte.

4. Die weiteren Furchungsstadien.

Die einzelnen Phasen des Uebergangs vom Zweizellen- zum Vierzellenstadium, in welchen Rückert gleichfalls die räumliche Trennung des Chromatins in zwei Portionen beobachtet hat, fehlen auf meinen Präparaten. Dagegen zeigt das Vierzellenstadium selbst sämmtliche Kerne in Gestalt zweier mehr oder weniger aneinandergeschmiegter Bläschen (Fig. 56).

Von Wichtigkeit sind sodann die Bilder, welche den Uebergang aus dem Vierzellen- in das Achtzellenstadium aufweisen. Es geht aus denselben hervor, dass bezüglich der Theilungsprocesse bereits zeitliche Ungleichheiten auftreten können, dass aber trotzdem der Kerntheilungsmodus noch in allen vier Kernen der nämliche ist und zwar in allen wesentlichen Zügen dem heterotypischen Modus der ersten Furchungstheilung und überhaupt der generativen Mitosen entspricht (Fig. 57 ff.).

Bezüglich des ersteren Punktes ist Folgendes zu bemerken. Bei dem Umstand, dass eine schrittweise Verfolgung der Stadien am lebenden Objekt nicht möglich gewesen ist, kann ich darüber kein Urtheil abgeben, ob in der Ungleichzeitigkeit der Kerntheilungen des Vierzellenstadiums bereits die erste Differenzirung der genitalen Elemente angebahnt ist. Zwei Thatsachen sprechen aber dafür: erstens nämlich der Umstand, dass in den nächsten, auf Grund der Schnittbilder nicht leicht zu interpretirenden Stadien die Ungleichzeitigkeit der Theilungen eine regelmässige Erscheinung ist, und das weitere Moment, dass in den späteren Stadien, in welchen die genitalen Elemente sich ganz besonders durch ihren Kerntheilungshabitus hervorheben, gerade auch die Ungleichzeitigkeit der Theilungen der genitalen und somatischen Zellen als etwas ganz Typisches hinzutritt.

Was, zweitens, den Kerntheilungshabitus des Vierzellenstadiums anbelangt, so ist irgendwelche Ungleichartigkeit nicht zu erkennen. In den grossen Kernen, welche in den Vorphasen der Theilung keine Andeutung einer Scheidewand mehr zeigen, ist bei der Vorbereitung zur Theilung das Chromatin in langen Fadenzügen, welche senkrecht zur längeren Axe des Kernes

orientirt sind (Fig. 57), angeordnet. Es folgt die offenbar successive Segmentirung des Fadens in grössere und kleinere Abschnitte und die allmähliche Einstellung der letzteren in die Aequatorebene (Fig. 58). Bald darauf macht sich die Längsspaltung bemerklich und die einzelnen, vom zusammenhängenden Komplex sich loslösenden Segmente ringeln sich, kaum freigeworden, zu „Pseudoringen" [1]) auf. In diesem Stadium tritt wieder deutlich eine Sonderung der chromatischen Elemente in zwei Gruppen hervor. Dieselbe bekundet sich entweder in einer symmetrischen Anordnung der noch zusammenhängenden und bereits freigewordenen Elemente (Fig. 59), bald in dem Umstand, dass die eine Hälfte der Chromatinmasse bezüglich des Segmentirungsprocesses hinter der andern zurückbleibt (Fig. 60), in ähnlicher Weise, wie dies für die Prophasen der ersten Furchungstheilung beschrieben worden ist. Es stellt sich dann die mehrfach hervorgehobene astrale Verkürzung der Elemente ein (Fig. 61) und endlich das Auseinanderkriechen der Theilhälften unter gleichzeitiger Umbiegung der polwärts gelegenen Schleifenenden (Fig. 62). So entstehen auch hier die Bilder der heterotypischen Theilung. Fig. 63 zeigt das Dispirem in Seitenansicht und in Fig. 64 tritt in der Oberflächenansicht des Achtzellenstadiums zum letzten Mal die Zweitheiligkeit der ruhenden Kerne in regelmässiger und unzweideutiger Weise hervor.

Ob dies auch bei C. stren. der Fall ist, lässt sich aus der Rückert'schen Darstellung nicht erkennen. Jedenfalls bestehen zwischen beiden Formen Unterschiede: denn während nach Rückert sogar noch zur Zeit der Keimblätterbildung ein immer kleiner werdender Bruchtheil der Kerne eine Zusammensetzung aus zwei Hälften aufweist, habe ich schon in den späteren Furchungsstadien, so im Sechszehn- und Zweiunddreissigzellenstadium, etwas auf die Erscheinung Bezügliches nicht mehr auffinden können, und ebensowenig in den Stadien unmittelbar vor der Einwanderung der Genitalzellen und der Gastrulation. Erst in den eingewanderten und ruhenden Genital-

1) Ich verstehe unter „Pseudoringen" längsgespaltene, zu Ringen aufgerollte Segmente, während „ächte Ringfiguren" dadurch entstehen, dass die Tochterschleifen mit Ausnahme der verklebten Enden auseinanderweichen. Vgl. d. Vorst. d. Eir., p. 240.

zellen finden sich wieder Bilder, welche auf eine Trennung der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile hinweisen.

5. Die Bildung der Urgenitalzellen.

Schon in einer früheren Arbeit[1]) habe ich die Differenzirung der genitalen Elemente, sowie die Entodermbildung von Cycl. brevic. in den wichtigeren Punkten, wie ich glaube, richtig beschrieben. Wie ich damals schon hervorhob, lassen sich die einzelnen Phasen der Genitalzellenbildung mit der von Grobben für Cetochilus beschriebenen Theilungsfolge nicht gut in Einklang bringen, vielmehr stellt sich der Vorgang bei C. brevic. in der Weise dar, dass eine Zelle (Stammzelle) vor Beginn der Gastrulation sich in ein centrales (A-Zelle) und ein peripherisches (B-Zelle) Tochterelement theilt, und dass das erstere unter der Form einer heterotypischen Theilung die beiden Urgenitalzellen liefert.

Ich habe hier dreierlei zur Ergänzung nachzutragen, einmal einige Bilder, welche wenigstens einigermaassen die Verhältnisse mit den bei Cetochilus beobachteten zur Deckung bringen können, zweitens mehrere Nachträge bezüglich des Verlaufs jener heterotypischen Theilung und endlich einige neue, mit dem Hauptthema in Beziehung stehende Angaben über die Kerne der Genitalzellen.

Während die vorletzte gemeinschaftliche Theilung der Blastodermzellen im Ablauf begriffen ist[2]), zeigen die letzteren eine mehr oder weniger streng symmetrische Anordnung[3]) mit Bezug auf einen Zellreifen, dessen einzelne Elemente sowohl mit Rücksicht auf die späteren Stadien als auch auf die Grobben'schen Bilder eine bestimmte Deutung zulassen.

In diesem Stadium zeichnet sich eine Zelle durch ihren besonders grossen ovalen Kern, durch die Nicht-Tingirbarkeit des Kernsaftes und die lange Dauer und eigenthümliche Form des lockern Spirems aus: es ist dies, wie die folgenden Phasen

1) Kernth. Ent. u. Mes. Bild., 1892.

2) Vgl. Kernth. Mes. u. Ent. Bild., p. 559.

3) Mathemathisch genau ist diese Symmetrie natürlich nicht: so zeigen in Fig. 65 links zwei hintereinander gelegene Zellen Dyasterfiguren, während rechts die entsprechenden Elemente noch das Asterstadium aufweisen.

mit Sicherheit erkennen lassen, die „Stammzelle“ (Fig. 66, *st*, Spirem). Diese Zelle setzt, so lange sie sich noch innerhalb der Peripherie befindet, zur erstmaligen Theilung an (Fig. 65, *st*, Asterstadium); die Theilung selbst pflegt aber erst, während die Zelle sich in die Tiefe senkt, zum Vollzug zu kommen, und nur in einem Fall (Fig. 67) konnten beide Theilprodukte, die A- und B-Zelle, vollständig innerhalb der Peripherie beobachtet werden.

Während sich die Stammzelle zur Theilung anschickt, sieht man die vor [1]) ihr gelegene Zelle als einzige in dem unpaaren Reifen, eine Theilung ausführen (Fig. 65, 66, *cen*). Die Theilungsrichtung ist eine quere und die Metakinese zum Mindesten zeigt das heterotypische Gepräge. Diese Zelle, bezw. ihre Theilprodukte, welche jedenfalls dem entodermalen Complex angehören, dürfen vielleicht mit der „centralen Entodermzelle“ Grobben's verglichen werden (Fig. 65, 66, *cen*, 67, *cen'*) [2]).

Im Längsschnitt Fig. 68 sieht man die beiden grossen Abkömmlinge der Stammzelle, voran die A-Zelle, in die Tiefe sich senken, während in dem auf diese Weise gelockerten entodermalen Komplex, der bis dahin offenbar unter sehr starkem Drucke gestanden hatte (Fig. 67, *cen'*), aufs Neue Theilungen sich einstellen (Fig. 68, *en*). Auch auf dem Querschnitt (Fig. 69) tritt dieselbe Erscheinung zu Tage. Es sind in Fig. 69 alle Kerne, die sich bei verschiedener Einstellung darstellen, eingetragen: speziell am inneren Rande des Gastrulamundes gewahrt man ganz unten zwei (hell gezeichnete) ruhende Entodermkerne, weiter oben zwei (dunkel gezeichnete) Theilungsfiguren und auf einem noch höheren Einstellungs-Niveau die A- und B-Zelle. Erstere zeigt den Kern im lockeren Knäuelstadium, letztere die beiden Tochtergruppen des Dyasters im optischen Querschnitt. Wie die Nebenfigur 69a erkennen lässt, liessen sich in einer der Tochtergruppen etwa 24 Schleifendurchschnitte zählen, was, mit Rücksicht auf frühere Ausführungen, auf die Anwesenheit von zwölf Schleifen in jeder Gruppe schliessen lässt.

---

1) Vgl. C. Grobben, die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. Zool. Inst. Wien. 3. Bd. 1880. S. 9. (251).

2) Die weiter vorn gelegene unpaare Zelle würde dann der „ventralen Entodermzelle“ entsprechen (Fig. 65—67, *ven*).

Die A-Zelle setzt, unmittelbar nachdem sie in die Tiefe getreten ist, ihrerseits zu einer Theilung ein, und auch diese Theilung, welche die Bildung der beiden Genitalzellen einleitet, stimmt, wie ich schon früher beschrieben habe, in ihren wichtigsten Zügen mit dem heterotypischen Modus überein. Die Scheinreduktion der Elemente, die eigenthümlichen Verschlingungen und Torsionen der Chromatinfäden im Asterstadium (Fig. 70), die „Tonnenform" des metakinetischen Stadiums (Fig. 71) und die verhältnissmässig lange Zeitdauer desselben beweisen, dass hier noch einmal in der Embryonalentwicklung jener Kerntheilungstypus auftritt, der in den ersten Furchungsstadien der herrschende war und sich zum Schluss nur noch in einzelnen besonders grossen Elementen, in der centralen Entodermzelle und in der „Stammzelle" erhalten hatte. Mehr und mehr war inzwischen in den übrigen Zellen der gewöhnliche somatische Typus aufgetreten, der sich durch die Vermehrung der Elementezahl, die typisch-kranzartigen Asterformen und die lange Dauer des eigentlichen Dyasterstadiums in augenfälliger Weise charakterisirt. Wie ich schon früher ausgeführt habe [1]), liegen also hier Verhältnisse vor, welche mit den Boveri'schen Befunden bei Ascaris in den wichtigsten Zügen in Einklang zu bringen sind; auch bei Ascaris wird ja der heterotypische Modus, der in den ersten Furchungsstadien der herrschende zu sein pflegt [2]), zuletzt nur noch in den Urgenitalzellen beibehalten.

Bezüglich der Zahlenverhältnisse der Chromosomen ist mir in meinen früheren Arbeiten ein Irrthum begegnet. Verleitet wurde ich hierzu einmal durch die seitlichen Dyasteransichten (vgl. Fig. 72), in welchen die Schleifen auf einzelne, und zwar häufig auf zwei oder vier Gruppen zusammengedrängt erscheinen (Fig. 72). Die durch den heissen Sublimatalkohol bewirkte Verklumpung der Schleifen liess mich die Gruppen für einzelne Schleifen ansehen und so kam ich zu einer viel zu geringen Anzahl (8 bezw. 4). Ich hielt diese um so mehr für richtig, als ich auch beim tümpelbewohnenden Cyclops strenuus auf eine Achtzahl der Elemente gestossen war.

1) Gen. u. emb. Mit., p. 773 ff.

2) Wenigstens bei Asc. meg. bivalens nach eigenen Beobachtungen und solchen vom Rath's. Aber auch bei der Form univalens bleibt er nach Boveri wenigstens zuweilen noch in allen Zellen des Vierzellenstadiums erhalten.

Ganz überzeugend schien mir ein Bild zu sein, in welchem ich mit voller Sicherheit acht schleifen- bezw. herzförmige, anscheinend ungespaltene Gebilde zählen konnte (Kernth. Mes. u. Ent. Bild. T. XXIV, Fig. 6, und Het. Kernth., Taf. XII, Fig. 1). Im Zusammenhang mit den übrigen Befunden konnte ich mir dies Bild nur so erklären, dass je zwei Schleifen als Schwesterelemente zusammengehören und dass also vier längsgespaltene, doppelwerthige Elemente vorliegen, deren Theilhälften ihre Verbindung mit einander verloren haben. Jetzt, nachdem ich auf den allein maassgebenden Dyasterquerschnitten (Fig. 73) die richtige Zahl „12" ermittelt hatte, erklärt sich dieser Schleifenreigen auf einfache Weise: diejenigen Schleifen, welche die Herzform besitzen, müssen gegenüber ihren Genossinnen als doppelwerthig, bezw. als zurückgeblieben in der Segmentirung betrachtet werden. Es hat also hier bei einem Theil der Chromatinmasse eine Verzögerung im Segmentirungsprocess stattgefunden, in ähnlicher Weise, wie dies bei der ersten und dritten Furchung beobachtet werden konnte. Das Bild ist demnach wohl nur so zu verstehen, dass hier der Chromatinfaden, dessen Längsspaltung vielleicht in Folge der Anwendung eines weniger günstigen Fixirungsmittels noch nicht hervortritt, eben im Begriff ist, sich in zwölf (doppelwerthige) Segmente zu zerlegen.

Wie die Dyasterquerschnitte (Fig. 73) lehren, wandern auch bei dieser Theilung je zwölf Schleifen an die Pole, und da nach dem früher Gesagten bei Cycl. brevic. der Chromatinfaden die Tendenz hat, sich in 24 Elemente zu zerlegen, so ist also auch bei der Bildung der Urgenitalzellen — denn als solche stellen sich thatsächlich, wie gezeigt werden soll, die Abkömmlinge der A-Zelle heraus — eine Scheinreduktion der Elemente zu beobachten, d. h. es kommt nicht zur Zerlegung des längsgespaltenen Fadens in 24, sondern nur in 12 Segmente. In ausgeprägtester Weise tritt dabei eben derjenige Kerntheilungsmodus, welcher eine Scheinreduktion im Gefolge zu haben pflegt, in der A-Zelle noch einmal auf. Ob dies freilich in so unvermittelter Weise geschieht, wie ich früher anzunehmen geneigt war, möchte ich aus verschiedenen Gründen für zweifelhaft halten. Allerdings war ich auch diesmal nicht in der Lage, an meinen Schnitt- und Anschnittbildern die ganze „Keimbahn" von der ersten Furchung bis zur Genitalzellenbildung zu verfolgen, aber der Kerntheilungsmodus der „centralen Entodermzelle" (Fig. 65, *cen*), die Scheinreduktion in der B-Zelle (Fig. 69a) u. a. Vorkommnisse weisen doch darauf hin, dass der fragliche Kerntheilungsmodus, wenn

---

1) D. het. Kernth., p. 6 (165).

auch nicht in ausgeprägter Form, sich in der Keimbahn selbst und in naheverwandten Zellen wirklich auch bis zur Bildung der Genitalzellen forterhalten hat, während links und rechts immer mehr und mehr Zellen zum gewöhnlichen Typus abfallen.

Nachdem sich in den Dyaster-Querschnitten wirklich zuverlässige Objekte für die Zählung der Chromosomen herausgestellt hatten, waren noch die Zahlenverhältnisse in den Blastodermkernen zu untersuchen. Zu ganz bestimmten Ergebnissen bin ich bei der Kleinheit der Elemente nicht gekommen, aber es stellte sich soviel mit Sicherheit heraus, dass die Anzahl der Schleifen-Durchschnitte eine beträchtlich grössere ist, als bei den Mitosen der Furchungskugeln und der A-Zelle. Schon ein Vergleich der beiden, bei gleicher Vergrösserung gezeichneten Figuren 73 (Urgenitalzelle) und 74 (Blastodermzelle) lässt den in der Chromosomenzahl begründeten Habitusunterschied ohne Weiteres erkennen. Bei wiederholten Zählungen habe ich sodann in den Blastoderm-Tochterkernen 28—36 punktförmige Schleifendurchschnitte gefunden. Da nun aber immer je zwei Punkte als Schenkeldurchschnitte zu einer Schleife gehören, so ist also in jeder Tochtergruppe die Zahl von 14—18 Schleifen, und nicht etwa, wie erwartet werden konnte, die volle Zahl 24 vorhanden. Zur Erklärung dieser auffallenden Zahlenverhältnisse liegen zweierlei Möglichkeiten vor: entweder findet die Zerlegung in die letzten Einheiten in ungleichmässiger und unvollständiger Weise statt, d. h. es kommen nicht alle Schleifen zur letzten Segmentirung. Dass etwas derartiges überhaupt vorkommen kann, darauf weisen wenigstens die in Fig. 45, 59, 60 dargestellten Phasen hin. Denn wenn es möglich ist, dass die letzte Segmentirung überhaupt ausbleiben kann (plurivalenter Typus) und wenn es andererseits vorkommt, dass der Segmentirungsprozess in den verschiedenen Abschnitten des Chromatinfadens ein verschieden rascher ist, so muss auch die Möglichkeit zugegeben werden, dass die Quertheilung in der oben angedeuteten Weise nur in einem Theil der Schleifen ausbleiben kann. Eine zweite Möglichkeit wäre die, dass die Segmentirung sich in den Blastodermkernen überhaupt nach einem andern Rhythmus, als in den Keimbahnelementen vollzieht, dass also z. B. an Stelle einer Segmentirung in 24 Abschnitte eine solche in 16 Elemente vor sich geht. Hierfür liesse sich anführen, dass nach den Beobachtungen bei Canthocamptus sogar in demselben Kerne der Chromatinfaden die Tendenz zu zwei verschiedenen Segmentirungsrhythmen haben kann: während nämlich im Keimbläschen von Canthocamptus anfänglich eine Segmentirung nach dem Rhythmus 2, 4, 8 .... angestrebt zu werden scheint, kommt es schliesslich unter Einschaltung des Divisors „3“ zur Zerlegung in 24 Elemente[1]). Auch ist ja von andern Copepoden und speciell von Cyclops-Arten der Theilungsrhythmus 2, 4, 8 .... bekannt[2]).

1) Vorst. d. Eir., p. 215.

2) Auch Rückert, der früher meinen Zahlenangaben für den

Welche von beiden Möglichkeiten in unserm Fall wirklich zutrifft, muss ich dahingestellt sein lassen. Hierüber geben vielleicht Untersuchungen an andern, namentlich pflanzlichen Objekten, an welchen ähnliche Zahlenschwankungen festgestellt wurden, Aufschluss.

6. Das Verhalten der ruhenden Urgenitalzellen.

Wenn auch in den späteren Furchungsstadien und speziell bei der Theilung der A-Zelle eine Trennung der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile nicht mehr beobachtet werden konnte und also die in Frage stehende Erscheinung nicht in fortlaufender Reihe zu verfolgen ist, so glaube ich doch in einem etwas späteren Stadium die verlorene Spur wiedergefunden zu haben.

Zwischen der Einwanderung und Theilung der A-Zelle und dem Gastrulationsprocess scheint eine kleine Pause in der Entwicklung einzutreten: wenigstens gelangt verhältnissmässig häufig dasjenige Stadium zur Beobachtung, in welchem die beiden Abkömmlinge der A-Zelle im Innern des Dotters liegen, im Uebrigen aber keine weitere Differenzirung am Embryo zu bemerken ist. Sowohl in dieser Phase nun (Fig. 75), als auch während des früher ausführlich beschriebenen Gastrulationsprocesses, sowie in dem folgenden Stadium, in welchem sich die mitotische Vermehrung der eingewanderten Entodermkerne vollzieht (Fig. 76)[1]) findet man in den Kernen dieser beiden Zellen (auf Osmium-, theilweise auch auf Sublimat-Präparaten) die färbbare Substanz in zwei gleich grossen knäuelförmigen Figuren angesammelt. Dass in diesen Figuren, welche sich häufig klumpenförmig verdichten, wirklich auch die eigentlich chromatische Substanz der Kerne enthalten ist, geht daraus hervor, dass der ganze übrige Kernraum keine Spur eines Gerüst- oder Fadenwerkes enthält und dass aus den Knäueln oder Klumpen mitunter faden- oder

---

tümpelbewohnenden Cyclops strenuus Misstrauen entgegengebracht hat, ist neuerdings selber bei Cyclops-Arten auf den Rhythmus 2, 4, 8 ... gestossen. Ueb. d. Selbständigbleiben. p. 365.

1) Während des Gastrulationsprocesses selber vermehren sich, wie ich früher richtig angegeben habe, die einwandernden Entodermelemente nicht (Kernth. Mes. u. Ent. Bild., p. 566), dagegen findet eine nachträgliche gleichzeitige Vermehrung derselben auf mitotischem Wege statt (Fig. 76, *a* Aster, *dy* Dyaster), ein Vorgang, der mir früher entgangen war (vgl. l. c., p. 569).

schleifenförmige Abschnitte hervorragen. Sehen wir zunächst ab von der Zweitheiligkeit der Chromatinfiguren, so möchte ich zur Erklärung der eigenthümlichen centralen Lagerung derselben und des Bestehens einer chromatinfreien Aussenschicht am liebsten eine durch die Reagenzien hervorgerufene Schrumpfung der chromatischen Substanz annehmen, wie eine solche in gewissen Vertheilungszuständen der chromatischen Substanz, namentlich in bestimmten Phasen des Knäuelstadiums ganz besonders leicht einzutreten scheint [1]).

Was sodann die Zweitheiligkeit der Kerne anbelangt, so würde dieses Vorkommniss, so regelmässig es auch ist, freilich an und für sich noch nicht den Schluss erlauben, dass es sich hier um eine gruppenweise Scheidung der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile handle. Denn, wie erwähnt, fehlt ein unmittelbarer Zusammenhang mit der in früheren Entwicklungsstadien beobachteten Erscheinungsreihe. Aber ein anderer, gleich zu beschreibender Befund weist doch auf die Zulässigkeit einer derartigen Deutung hin.

In dem folgenden, in der Entwicklung von Cyclops so ausgeprägt hervortretenden dreigliedrigen Embryonalstadium habe ich wiederholt eine von den soeben beschriebenen Bildern etwas abweichende Anordnung des Chromatins in den Kernen der Urgenitalzellen gefunden, und zwar zeigten in den betreffenden Eisäcken, so viel ich sehen konnte, sämmtliche Embryonen dieselbe Erscheinung (Fig. 77).

Die Chromatinsubstanz ist auf einen lockeren und einen dichten Fadenknäuel vertheilt. Die Fadenzüge des lockeren Knäuels sind in der Regel senkrecht zur grössten Ausbreitung der dichten Masse orientirt, und zwischen ihren Windungen befindet sich zumeist ein kleiner Nucleolus (Fig. 78a u. c).

Die dichtere Masse, welche sich gleichfalls aus engverschlungenen Fadenzügen zusammensetzt, ist von dem lockeren Knäuel räumlich stets scharf getrennt und in manchen Fällen zeigt der Kernraum zwischen beiden Gruppen eine tiefe Einschnürung (Fig. 78 b), ein Vorkommniss, welches an die ruhen-

1) So z. B. in den Vorstadien der Eireifung. Vgl. auch E. Strasburger, Karyokinetische Probleme. Jahrb. wiss. Bot. 28. Bd. 1895. S. 158.

den Doppelkerne der früheren Furchungsstadien ohne Weiteres erinnert.

Das Plasma der beiden Zellen ist, im Gegensatz zur Umgebung, in Folge der geringen Dichte und Grösse der Dotterkörnchen, sehr dunkel tingirbar, in Folge dessen sich der ungefärbte Kernsaft besonders charakteristisch abhebt. In dem Plasma befindet sich mit Regelmässigkeit ein kleiner, ovaler, bei Osmium- und Hämatoxylinbehandlung mattgrau sich färbender Körper, der in seinem Aussehen an den bekannten „Dotterkern“ erinnert, selten treten in einer Zelle zwei solche Körper auf (Fig. 78 d). In Ausnahmefällen habe ich übrigens einen ähnlichen Körper auch schon in früheren Stadien (Fig. 75) wahrnehmen können. Welche Bedeutung dieses Gebilde hat, ist mir vollkommen räthselhaft. So viel ich weiss, sind derartige extranucleäre Körper bisher nur bei der Ei- und Samenreife, bezw. in den ersten Furchungsstadien gefunden worden, und es würden also bei diesbezüglichen Untersuchungen in Zukunft auch die Elemente der Keimbahn ins Auge zu fassen sein.

Die hier beschriebene Anordnung des Chromatins in zwei Gruppen erinnert an die Vorkommnisse bei der Furchung von Cyclops, speziell an die Rückert'schen Bilder (Fig. 9—11), welche die ruhenden Kerne bezw. die Spireme des Vierzellenstadiums darstellen. Andrerseits erinnern sie im Besondern an die von mir gegebenen Bilder (Fig 45 und 60), in welchen die eine Chromatinhälfte der andern in der Ausbildung vorangeschritten ist bezw. auf einer verschiedenen Stufe der vegetativen Thätigkeit steht. Vor Allem dürften aber endlich die Einkerbungen des Kernraumes zwischen beiden Chromatinhälften, welche bei günstiger Lage des Kerns aufs deutlichste hervortreten, einen Vergleich dieser Bilder mit den Doppelkernen der Furchungsstadien nahelegen.

Ich möchte es demnach als wahrscheinlich hinstellen, dass in den beiden Abkömmlingen der A-Zelle die Vertheilung des Chromatins auf zwei Gruppen dieselbe Bedeutung hat, wie in den Doppelkernen der Furchungsstadien, dass es sich also auch hier um eine Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile handelt. Bemerkenswerth wäre ferner, dass auch hier die Chromatinsubstanz während eines offenbar lange andauernden „Ruhezustands“ in Knäuel-

form auftritt, ein Verhalten, welches auch vom Keimbläschen der wachsenden Eizelle her bekannt ist.

Es wurde in Obigem, unter Bezugnahme auf eine frühere Untersuchung, für die Abkömmlinge der A-Zelle wiederholt die Bezeichnung „Urgenitalzellen" gebraucht. Es soll hier nochmals die Anwendung dieses Ausdrucks begründet werden. Schon der besondere Kerntheilungsmodus, welcher bei der Theilung der A-Zelle in augenfälliger Weise hervortritt, sowie die Ausnahmestellung, welche die Theilprodukte durch den Zeitpunkt ihrer Entstehung, durch die Grösse der Kerne, durch ihr langezuwartendes Verhalten gegenüber allen andern embryonalen Elementen einnehmen, machen es mit Rücksicht auf Befunde bei andern Formen schon an und für sich sehr wahrscheinlich, dass es sich hier um die Genitalanlage handelt. In der That kann dies auch durch die Untersuchung der folgenden Stadien gezeigt werden. Bis zum Nauplius-Stadium lässt sich nämlich etwa am Anfang des hinteren Körperdrittels ein Paar von Zellen verfolgen, welche sich durch ihre Grösse von allen anderen embryonalen Elementen unterscheiden. Sowohl der Kern als der Zellleib erhalten eine immer stärkere Tingirbarkeit, so dass sich späterhin über den Bau des Kerns nichts Genaues ermitteln lässt. Doch schien mir zuweilen auch noch im Nauplius-Stadium die färbbare Substanz des Kerns in zwei Gruppen angeordnet zu sein. Im Stadium des zum Ausschlüpfen bereiten Nauplius (Fig. 79) liegen schliesslich diese Zellen, mehr ventral als dorsal, beiderseits vom Mitteldarm, der auf ihrer Höhe bereits von einer mesodermalen Schicht umkleidet ist. Im Hinblick auf eine lückenlose Reihe kann es wohl mit Bestimmtheit ausgesprochen werden, dass die beiden in Fig. 79 abgebildeten Zellen *ug* (die linke ist voll getroffen, die rechte angeschnitten) auch wirklich selbst die beiden Abkömmlinge der A-Zelle sind, welche, nachdem sie eine Zeit lang an der ventralen Seite des Embryo's nebeneinander gelegen hatten [1]), nunmehr auf die beiden Seiten der Mitteldarmanlage gerückt sind.

Ich glaube nun andrerseits, mit Rücksicht auf die in diesem Stadium schon weit vorgeschrittene Differenzirung der mesodermalen Elemente, es als ausgeschlossen bezeichnen zu dürfen, dass

1) Vgl. Kernth. Mes. u. Ent., Tab. XXV, Fig. 28.

so weit vorne im Embryo indifferente „mesodermale Urzellen“ gelegen sind. Vielmehr entsprechen die fraglichen Zellen nach Grösse und Aussehen, vor allem aber nach ihrer Lage durchaus den beiden Zellen, welche im späteren Naupliusstadium von Cetochilus von Grobben beobachtet und als erste genitale Anlage beschrieben worden sind[1]).

Damit würde also gesagt sein, dass bei Cyclops die Abkömmlinge der zuerst in die Tiefe gesenkten Zelle wirklich selbst die Anlage der Geschlechtsorgane darstellen, was allerdings der Grobben'schen Darstellung einigermaassen widersprechen würde.

Zusammenfassung.

Gegenüber meiner ersten, die Genitalzellenbildung von Cyclops brevicornis betreffenden Untersuchung (D. Kerntheilungsvorg. b. d. Mes.- u. Ent.-Bild., 1892) vermochte ich im Vorstehenden vor Allem die Angaben über die Chromosomenzahl richtig zu stellen. Darnach ist bei der Kerntheilung, welche die Bildung der Urgenitalzellen einleitet, die Anzahl der Schleifen in jeder Tochtergruppe „zwölf“, wie durch Untersuchung der Dyasterquerschnitte mit Sicherheit gezeigt werden konnte. Da nun für Cycl. brevic. die Normalzahl „24“ angenommen werden muss (mit Rücksicht auf die während der Eireifung bestehenden Zahlenverhältnisse), so sind für den heterotypischen Theilungsmodus, unter welchem sich speciell die Bildung der Urgenitalzellen abspielt, in der That, wie früher angegeben, doppelwerthige Elemente anzunehmen.

Als Stütze für die theoretischen Erörterungen des Aufsatzes: „Ueber generative und embryonale Mitosen, 1894“ konnte ferner zusätzlich gezeigt werden, dass der heterotypische Theilungsmodus bei der Bildung der Urgenitalzellen nicht ganz unvermittelt und sprungweise auftritt, sondern dass sich derselbe von der ersten Furchungstheilung an in der Keimbahn selbst, bezw. in nahe verwandten Elementen höchst wahrscheinlich bis zur

---

1) Entw. v. Cet., Taf. III, Fig. 24, *gen.* Grobben beschreibt diese Zellen folgendermaassen (S. 18): „Schon in diesem Entwicklungsstadium (im späteren Naupliusstadium) fällt im hinteren Körperabschnitt eine Strecke oberhalb des Beginnes des Enddarms unter den Mesodermzellen jederseits eine grosse Zelle auf. Dieselbe trägt alle Eigenschaften der Urzellen des Mesoderms an sich. Sie ist die erste Anlage der Geschlechtsorgane.“

Genitalzellenbildung forterhält. Die Aehnlichkeit mit den von Boveri für Ascaris beschriebenen Verhältnissen wird dadurch eine noch grössere. In allen Mitosen, welche nach dem erwähnten Modus verlaufen, tritt, soweit Zählungen an Dyasterquerschnitten ausgeführt werden konnten, die Theilungszahl „12" auf (plurivalente Theilungen; Schein- oder Pseudoreduktion).

Die letzten Untersuchungen über die Reifungserscheinungen (Die Vorstadien der Eireifung, 1895) sind insofern überholt worden, als bei Cyclops brevicornis der Verlauf der beiden Reifungstheilungen und das Verhalten der chromatischen Substanz in allen wichtigen Phasen verfolgt werden konnte. Bei der zweiten Theilung findet in der That eine Vertheilung der Elemente ohne vorangegangene zweite Längsspaltung statt und zwar entweder nach der Formel $\begin{array}{c} ab \\ \updownarrow \\ cd \end{array}$ oder nach vorhergegangener Umkombinirung nach dem Schema $\begin{array}{c} ac \\ \updownarrow \\ bd \end{array}$. Eine Entscheidung in letzterer Hinsicht war nicht möglich, jedenfalls treten aber auch bei der zweiten Theilung bei C. brevic. doppelwerthige Elemente auf.

Als Ergänzung zu den Rückert'schen Untersuchungen über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile (1895) würde vor Allem hervorzuheben sein, dass bei Cyclops brevic. in den beiden Urgenitalzellen schon vor Beginn der Entodermbildung, sodann während des Gastrulationsprocesses und der folgenden Entodermvermehrung und endlich noch im dreigliedrigen Stadium eine Vertheilung des Chromatins auf zwei Gruppen nachgewiesen werden konnte. Es spricht nichts gegen die Berechtigung der Annahme, dass es sich hier noch um die Scheidung der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile handelt.

Schon bei der ersten und dritten Furchungstheilung konnte ferner gezeigt werden, dass die beiden Chromatingruppen nicht auf der nämlichen Ausbildungsstufe stehen (Fig. 45, 54, 60). Die väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile bleiben also nicht nur räumlich von ein-

ander geschieden, sondern sie bewahren auch bis zu einem gewissen Grad eine physiologische Selbständigkeit.

Auch im dreigliedrigen Stadium konnte eine verschiedene morphologische Ausbildung der beiden Chromatingruppen beobachtet werden (Fig. 78, a—c): die eine Gruppe stellt sich hier in Form eines lockern, die andere als dichter Fadenknäuel dar. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass auch hier noch der physiologische Zustand der beiden Kernhälften nicht der gleiche ist, und dies würde wiederum darauf hinweisen, dass die Wechselwirkungen zwischen jeder der beiden Chromatingruppen einerseits und dem Zellplasma andererseits verschiedenartige, zum mindesten verschieden intensive sind. In diesen Wechselwirkungen muss aber das liegen, was wir heutzutage Beherrschung der Zelle durch den Kern nennen. Es wäre also denkbar, dass die beiden Kernhälften in einer Art von Konkurrenz hinsichtlich der Beeinflussung des Zellenlebens mit einander stehen, und dass dieser Wettkampf der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz in der Phasenverschiedenheit der beiden Gruppen seinen Ausdruck findet.

Es scheint mir Aussicht zu bestehen, die Richtigkeit oder Unrichtigkeit dieser Annahmen durch die morphologische Beobachtung zu erweisen. Vielleicht kann dann der morphologische oder experimentelle Weg gefunden werden, auf welchem gewissen Vererbungsfragen, vor Allem dem Problem der Geschlechtsbestimmung, näher zu treten ist.

Freiburg i. Brg., den 30. Sept. 1895.

Erklärung der Tafeln XXVIII, XXIX und XXX.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf Cyclops brevicornis Claus. Die Uebersichtsbilder (Fig. 1, 10 u. s. w.) sind mit Seib., hom. Imm. 2 mm, Oc. 2, Vergr. 250 mit der Camera gezeichnet, die übrigen Figuren nach stärkeren Systemen angelegt.

Fig. 1—11. Bildung der ersten Richtungsspindel. Zwölf Vierergruppen. *kbl* Keimbläschen, *sp* Spermakern, *rkI* erster Richtungskörper.

Fig. 12. Polansicht der ersten Richtungsspindel.

Fig. 13—14. Seitenansicht derselben.

Fig. 15—17. Erster Richtungsdyaster.

Fig. 18—24. Pol- und Seitenansichten der in Bildung begriffenen zweiten Richtungspindel. Sechs vierergruppenähnliche Chromatingebilde.

Fig. 25—28. Seiten- und Polansichten der zweiten Richtungsspindel. Aequatorialplattenstadium.

Fig. 29—31. Zweite Richtungsspindel. Metakinese und Dyaster.

Fig. 32—33. Zweite Richtungsspindel. Dyasterquerschnitte.

Fig. 34—40. Verschiedene Lagen der zweiten Richtungsspindel.

Fig. 41. Lagebeziehungen zwischen zweiter Richtungsspindel und eindringendem Spermakern (aus vier sich folgenden Schnitten rekonstruirt). In der Kolonne rechts zeigen die eben eingedrungenen Spermakerne der hintereinander gelegenen Eier die Anordnung in einer Spirale.

Fig. 42. Lagebeziehungen der ersten Furchungsspindel (aus vier sich folgenden Schnitten rekonstruirt).

Fig. 43. Copulation.

Fig. 44—45. Polansicht des Asterstadiums der ersten Furchungstheitheilung. In Fig. 45 Anordnung des Chromatins in zwei Gruppen.

Fig. 46. Seitenansicht desselben Stadiums.

Fig. 47—49. Aster- und Metakinese der ersten Furchungstheilung.

Fig. 50. Dyaster der ersten Theilung. Scheidung der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile.

Fig. 51—53. Erste Theilung. Dyasterquerschnitt. In Fig. 52—53 Anordnung des Chromatins in zwei Gruppen.

Fig. 54. Polansicht eines sich rekonstruirenden Tochterkerns. Symmetrische Anordnung der Kernbläschen, ungleiche Färbung der beiden Hälften.

Fig. 55. Doppelkerne im Zweizellenstadium.

Fig. 56. Doppelkerne des Vierzellenstadiums.

Fig. 57—63. Uebergang vom Vier- zum Achtzellenstadium. In Fig. 59 und 60 Anordnung des Chromatins in zwei Gruppen.

Fig. 64. Doppelkerne des Achtzellenstadiums.

Fig. 65. Oberflächenansicht des Blastodermstadiums. Die Zellen sind symmetrisch zu einem unpaaren Zellreifen angeordnet. In letzterem die Stammzelle *st* im Asterstadium, davor ein entodermales Element *cen* im Stadium der Metakinese, weiter vorn eine unpaare entodermale Zelle *ven*.

Fig. 66. Abschnittbild desselben Stadiums. Die Stammzelle *st* im Stadium des lockeren Knäuels, vor ihr eine Entodermzelle im Dyasterstadium.

Fig. 67. Anschnittbild eines etwas späteren Stadiums. Die beiden Abkömmlinge der Stammzelle, die A- und B-Zelle, liegen beide noch in der Peripherie, nach vorn zu umgeben von den dichtgedrängten Entodermelementen.

Fig. 68. Medianschnitt. Einwanderung der A-Zelle. Theilungen im Entodermkomplex.

Fig. 69. Querschnitt. Am innern Rande des Gastrulamundes im untersten Einstellungsniveau zwei (hell gezeichnete) ruhende Entoderm-Elemente, darüber zwei (dunkel gehaltene) entodermale Theilungsfiguren, zu oberst die A- und B-Zelle, erstere in der Phase des lockeren Knäuels, letztere im Dyasterstadium. Fig. 69a: eine Tochterplatte des letzteren, vergrössert.

Fig. 70—73. Theilung der A-Zelle (Bildung der Urgenitalzellen): Polansicht des Asters (Fig. 70), Metakinese (Fig. 71), Dyaster (Fig. 72) und Dyasterquerschnitt (Fig. 73).

Fig. 74. Querschnitt durch die Tochtergruppe eines Blastoderm-Dyasters.

Fig. 75. Blastodermstadium. Die „ruhenden" Urgenitalzellen *ug* im Innern des Dotters (Zweitheiligkeit der Kernsubstanz).

Fig. 76. Stadium nach der Gastrulation. *a* und *dy* entodermaler Aster und Dyaster, *ug* Urgenitalzellen (Zweitheiligkeit der Kernsubstanz).

Fig. 77. Medianschnitt durch das dreigliedrige Stadium. Die Urgenitalzellen am Rande des Blastocöls.

Fig. 78a—d. Anordnung des Chromatins in den Kernen der Urgenitalzellen (dreigliedriges Stadium). Lockerfädige und dichtfädige Kernhälfte. Im Zellleib ein dotterkernähnlicher Körper.

Fig. 79. Naupliusstadium mit den beiden Urgenitalzellen.

Die Identität des Paranuclearkörperchens der gekernten Erythrocyten mit dem Centrosom.

Von

Dr. **Ludwig Bremer**,
St. Louis, Missouri.

Gelegentlich eines kurzen Aufenthaltes in Berlin erhielt ich durch die Freundlichkeit des Hrn. Geh.-Rath Prof. Waldeyer Kenntniss von der Arbeit des Herrn Dr. Adolf Dehler „Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der rothen Blutkörperchen beim Hühnerembryo" [1]). Ungeachtet meiner Vermuthungen über das Wesen des von mir als regelmässigen Bestandtheil der gekernten Erythrocyten erkannten und vorläufig als Paranuclearkörperchen

1) Dieses Archiv Bd. 46, pag. 414.

bezeichneten Gebildes hatte ich mich in meiner Arbeit über diesen Gegenstand[1]) jeglichen Versuches zur Deutung enthalten. Die Untersuchungen A. Dehler's die in diesem Archiv veröffentlicht wurden, lassen nun keinen Zweifel, dass das erwähnte Element der Blutzelle als Centrosom aufzufassen ist. Anlässlich der Constatirung dieser Identität möchte ich einige erläuternde Bemerkungen beifügen.

Einige principielle Fragen, das Wesen des Centrosoms betreffend, werden durch meine Befunde beeinflusst.

1. Van Beneden's Hypothese, dass das Central-Körperchen gleich dem Kern ein constantes Organ jeder Zelle sei, scheint eine neue Stütze gewonnen zu haben.

2. Das Postulat der Protoplasmastrahlung, durch welche das Centrosom bisher hauptsächlich charakterisirt worden ist, würde hinfällig werden.

3. Boveri's Auffassung des Centrosoms als eines Körpers der aus zwei Bestandtheilen gebildet wird, nämlich dem centralen Korn (der färbbaren Substanz) plus der hellen (unfärbbaren) Zone, der „Zone medullaire" van Beneden's, erscheint annehmbarer als die Auffassung dieses letzteren Beobachters, der das centrale Korn als Centralkörperchen betrachtet.

4. Mit Hertwig und Brauer und im Gegensatz zu van Beneden constatire ich, dass das Centrosom unter gewissen Verhältnissen im Kern zu finden ist. Van Beneden behauptet, dass es dem Protoplasma angehöre.

5. Hertwig's Vermuthung, dass ein Zusammenhang des Centrosoms mit dem Nucleolus existire, wird durch meine Beobachtungen wahrscheinlicher gemacht. Die Farbenreaktionen beider Körper sind dieselben. Dabei muss aber berücksichtigt werden, dass durch zeitweilige Verschiedenheit der Functionsintensität auch die Färbbarkeit jedenfalls Schwankungen unterworfen ist. Brauer giebt die Möglichkeit des Zusammenhanges zwischen Centrosom und Nucleolus zu, lässt aber die Frage offen.

6. Die Vermuthung Brauer's, dass während der Ruheperioden der Zelle das Centrosom sich im Kern und nicht im Protoplasma befinde, und dass nur die Kleinheit des Körpers und

---

1) Dieses Archiv Bd. 45. S. 433. 1895.

die schwere Unterscheidung unter den übrigen Kernbestandtheilen es verhindert hat es zu erkennen, wird durch meine Beobachtungen widerlegt, soweit diese Frage die Erythrocyten betrifft.

7. Das regelmässige Vorkommen des Centrosoms in den Hämatoblasten (bei den Vögeln etc.) beweist, dass dieser Körper nicht ausschliesslich ein Theilungsorgan ist, und dass es in Zellen gefunden wird, in welchen Kerntheilungsfiguren weder existiren, noch existirt haben.

Die überaus interessanten Ergebnisse der neuesten Centrosomforschungen haben ein weites und hoffnungsvolles Arbeitsgebiet eröffnet. Der Nachweis des regelmässigen Vorkommens des Centrosoms in den postembryonalen Erythrocyten bildet vielleicht einen nicht unwichtigen Beitrag zu dem bisher Bekannten. Dass sich an diesen Körper gewisse Lebens- und Functionsbedingungen der rothen Blutzelle knüpfen (ausser der Theilung), ist mir unzweifelhaft.

Die Veröffentlichung vorstehender Bemerkungen geschieht hauptsächlich im Interesse einer einheitlichen Nomenclatur auf einem Forschungsgebiete, auf dem so wie so schon eine nicht unerhebliche Verwirrung der Begriffe eingetreten ist. Um diese Verwirrung nicht zu vermehren, ziehe ich den Ausdruck „Paranuclearkörperchen“ zurück und substituire für dasselbe „Centrosom der gekernten rothen Blutzelle“. Ueber das hierher gehörige und von mir vorläufig als Stigma bezeichnete centrale Körperchen der (sog.) ungekernten Erythrocyten, sowie über die Genese der letzteren in Fötal- und extrauterinen Perioden werde ich in Bälde weitere Mittheilungen machen.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Rostock.)

Ueber die Bedeutung der Gianuzzi'schen Halbmonde.

Von

Dr. **Hellmuth Küchenmeister.**

Hierzu Tafel XXXI.

Man unterscheidet heutzutage mit Stöhr (1) drei Arten von Speicheldrüsen: die reinen Schleimspeicheldrüsen, die reinserösen und die gemischten Speicheldrüsen. Während die secernirenden Tubuli der ersten Art aus Schleimzellen und die der zweiten nur aus eiweissreichen, serösen Zellen bestehen, finden sich in der letzten Art Tubuli mit Schleimzellen und solche mit serösen Zellen. In den reinen Schleimspeicheldrüsen, sowie in den gemischten Speicheldrüsen finden sich nun in den Schleimtubulis ausser den Schleimzellen auch dunkle, stark granulirte Zellen, welche die bekannten Gianuzzi'schen Halbmonde darstellen, und für welche auch vielfach die Bezeichnungen „Randzellen" und „Randzellencomplexe" angewendet worden sind[1].

Zur Untersuchung der Lunulae eignet sich ganz besonders gut die — auch von Stöhr (2) vorwiegend benutzte und empfohlene — Glandula submaxillaris; auf ihre Untersuchung habe ich mich daher beschränkt. Hierbei hat man den Vortheil, dass die Submaxillaris bei einigen Thieren reine Schleimspeicheldrüse, bei andern gemischte Speicheldrüse (nach der bisherigen Auffassung) ist, bei welchen beiden Arten ja eben die Gianuzzischen Halbmonde vorkommen. So ist z. B. die Glandula sub-

1) Ich möchte nicht unterlassen zu erwähnen, dass ich die Lunulae nur als aus Epithelzellen aufgebaut ansehen kann. Bekanntlich hat v. Ebner (3) sich dahin ausgesprochen, dass sie mit dem Epithel nichts zu thun hätten, sondern Verdickungen der Membrana propria seien. Ebensowenig wie Stöhr (2), bin auch ich im Stande, aus meinen Präparaten auf ein derartiges Vorkommen zu schliessen.

maxillaris der Katze Schleimspeicheldrüse, die des Menschen gemischte Speicheldrüse. Die betreffenden Organe dieser beiden Species sind es, welche zur Untersuchung gedient haben. Dabei sei bemerkt, dass die menschlichen Speicheldrüsen von zwei Hingerichteten stammten, und die eine zehn Minuten, die andere drei Stunden nach dem Tode zur Conservirung gelangte.

An dieser Stelle sei es mir vergönnt, Herrn Professor Dr. v. Brunn für die freundliche Ueberlassung dieser Arbeit sowie für seine rege Theilnahme an den Fortschritten derselben meinen innigsten Dank auszusprechen.

Die Präparate wurden nach folgenden Methoden hergestellt:

A. Nach Fixirung und Härtung in absolutem Alkohol wurden Scheibchen der Drüse von ca. 1 mm Dicke kurz in Wasser abgespült und kamen dann für je 24 Stunden in 1 procentige wässerige Hämatoxylinlösung und in 1 procentige wässerige Lösung von Kalium bichromicum (nach R. Heidenhain, Archiv für mikroskopische Anatomie XXIV. 864). Nach längerem Abspülen in Wasser kamen die Scheibchen in allmählich verstärkten Alkohol, dann in Chloroform, Chloroform-Paraffin, Paraffin. Anfertigung von Serienschnitten (5 μ), Aufkleben derselben auf Objektträger mit Nelkenöl und Collodium (3:1), Auflösen des Paraffins in Chloroform, Conservirung in Kanadabalsam. Diese Methode lieferte ganz ausgezeichnete Präparate.

B. Nach Fixirung und Härtung in absolutem Alkohol wurden Drüsenstückchen in Paraffin eingebettet. Dann erfolgte Anfertigung von Serienschnitten (5—10 μ), Aufkleben der Schnitte auf Objektträger mit Wasser, Einlegen in Xylol, um das Paraffin zu lösen und dann in Chloroform, um den letzten Rest des Paraffins und das Xylol zu entfernen, und endlich in 90 procentigen Alkohol. Darauf wurden die Schnitte ca. eine halbe Stunde einer stärkeren wässerigen Sublimatlösung ausgesetzt, in 90 procentigem Alkohol abgespült und dann endlich in die Farblösung gethan.

Zum Färben bediente ich mich folgender Lösungen:

Erstens wandte ich das von Hoyer (4) empfohlene Thionin an.

Zweitens die Biondi'sche Dreifarblösung. Hierbei richtete ich mich genau nach den Vorschriften von Krause (5).

Drittens die Eisenalaun-Hämatoxylin-Methode nach M. Heidenhain und zwar auch nach der etwas veränderten Methode, wie sie Krause (6) empfiehlt.

Mit allen drei Methoden erzielte ich vorzügliche Präparate. In Betreff der Färbung mit Thionin machte auch ich die Erfahrung, dass die metachromatische Färbung an den meisten Präparaten mit der Zeit mehr und mehr verblasste. Doch fanden sich auch Präparate, bei denen dieselbe noch nach Wochen sehr schön erhalten war. Vor allem erscheint es mir wichtig, den letzten Aufenthalt in Alkohol möglichst zu beschränken, weil sonst die Färbung mehr oder weniger verloren geht. Zum Aufhellen der Präparate habe ich Nelkenöl, Bergamotöl, Cedernholzöl, Xylol oder Chloroform angewendet, jedoch wesentliche Unterschiede dabei nicht gefunden. Als Einschlussmittel habe ich Kanadabalsam angewendet.

Nun empfiehlt Krause (6) nach Färbung mit Thionin die Schnitte für 2—3 Minuten in eine concentrirte wässerige Lösung von Ferrocyankalium zu bringen, wodurch die metachromatische Färbung noch nach längerer Zeit gut erhalten bleibe. Wenn nun auch die Färbung sich länger hält, so möchte ich doch diese Methode wegen ihrer anderweitigen Nachtheile nicht für besonders geeignet halten. Denn erstens nimmt die sonst violette Färbung des Mucins einen mehr rothvioletten und dabei verwischten Ton an, und vor allem blasst die schöne blaue Färbung des Protoplasmas und der Kerne bei Behandlung mit Ferrocyankalium dermaassen ab und nimmt einen mehr blauvioletten Ton an, dass die Unterschiede zwischen beiden mehr und mehr verschwinden und die blassen Kerne in dem rothviolett gefärbten Schleim meist gar nicht zu erkennen sind. Und diese Wirkung tritt schon ein, wenn die Schnitte nur für wenige Sekunden in der Ferrocyankaliumlösung verweilen. Ich möchte ausdrücklich hinzufügen, dass diese Entfärbung nicht etwa durch die nachfolgende Alkoholbehandlung hervorgerufen wurde, da die Präparate nur wenige Augenblihke in Alkohol verweilten, und andererseits die direkte Untersuchung der Schnitte in der Ferrocyankaliumlösung die sofortige Entfärbung zu erkennen gab.

In der Glandula submaxillaris von Mensch und Katze sind ständig Gianuzzi'sche Halbmonde anzutreffen. Natürlich

unterliegt ihr Vorkommen gewissen Schwankungen; findet man doch in einigen Schnitten zahlreiche Halbmonde, während in andern Schnitten keine oder nur vereinzelte vorhanden sind.

Welche sind nun die Bedeutung und das eigentliche Wesen der Gianuzzi'schen Halbmonde?

Zahlreiche Autoren haben sich in den letzten Jahren mit den Halbmonden beschäftigt. Aber so viel auch darüber gearbeitet ist, so ist bis dato noch keine Einigung über das Wesen derselben erzielt. Die Ansichten der einzelnen Autoren differiren mehr oder weniger von einander.

Ihren Ansichten nach kann man die Autoren in zwei Hauptgruppen scheiden. Die einen halten die Halbmonde für inaktive Schleimzellen oder irgendwie genetisch mit den Schleimzellen verwandte Gebilde, die andern zählen dieselben zu den serösen oder Eiweissdrüsen-Zellen.

Gehen wir nun zunächst auf die erstere Gruppe etwas näher ein. Wir finden in derselben R. Heidenhain (7), Beyer (8), Lawdowsky (9), Stöhr (2), Seidenmann (10) und andere. Wenn nun auch allen diesen das gemeinsam ist, dass die Halbmonde aus Elementen, welche zu irgend einer Zeit als Schleimbildner funktioniren, bestehen, so differiren doch ihre Ansichten über den eigentlichen Funktionszustand der Zellen der Halbmonde ausserordentlich. R. Heidenhain und mit ihm Beyer und Lawdowsky halten die Halbmonde für die Ersatzgebilde der beim Sekretionsakt zu Grunde gehenden Schleimzellen. Stöhr und Seidenmann vertreten die Ansicht, dass die Halbmonde aus augenblicklich unthätigen, also sekretleeren Schleimzellen bestehen. R. Heidenhain führte als Hauptgrund für seine Ansicht die stellenweise anzutreffende Zweischichtigkeit der Drüsenwandung an — eine centrale dem Lumen zugewendete Lage heller Schleimzellen und eine periphere Lage von dunklen Randzellen. Diese Zweischichtigkeit bildet nun einen der Hauptstreitpunkte. Stöhr und Seidenmann negiren die Zweischichtigkeit. Stöhr behauptet, dass die centrale Zone niemals Kerne habe; Bilder, wo die centralen Schleimzellen Kerne führen (Heidenhain, Studien Fig. 9), erklärt er für Trugbilder, indem bei den zu dicken Schnitten die Kerne tiefer liegender Schichten durchschimmern. Ebenso bezweifelt er die Richtigkeit der Figur XXIV auf Tafel XXXIII im Atlas von Klein, bei welcher

kernhaltige Schleimzellen über den kernhaltigen Randzellen liegen, indem ihm die Zeichnung zu schematisirt erscheint. Stöhr hat niemals Kerne in der centralen Zone gefunden, und das, meint er, wäre doch auffallend; denn es gäbe doch keine Schleimzellen ohne Kerne, wie sich an Isolationspräparaten nachweisen liesse, in welchen jede Schleimzelle mit einem Kerne versehen sei. So bleibe denn nichts anderes übrig als anzunehmen, dass der kernhaltige Theil der Schleimzellen nicht vom Schnitt getroffen sei.

Ebenso wie Stöhr (2) negirt, wie bereits bemerkt, Seidenmann (10) die Zweischichtigkeit der Drüsenwandung. Derselbe schreibt darüber: „Die Randzellen bieten eine sehr bedeutende Entwickelung dar, indem sie den grösseren Theil der peripheren Zone der Schlauchdurchschnitte einzunehmen scheinen. Die Untersuchung dünner, mit Thionin gefärbter Schnitte liefert jedoch den sichern Nachweis des Grundes dieser Erscheinung. Es sind nämlich nicht etwa zwei Schichten verschiedener Zellen im Drüsenschlauch vorhanden: protoplasmatische Randzellen und schleimhaltige centrale Zellen, sondern nur eine einzige Schicht grosser Zellen, deren centraler Abschnitt mit Mucin erfüllt ist und durch seine violette Färbung sich scharf von dem blaugefärbten peripheren protoplasmatischen Abschnitt abhebt. Letzterer bietet das täuschende Aussehen von gesonderten Randzellen.“ Es ist dies eine Ansicht, die schon im Jahre 1871 von Pflüger (11) aufgestellt worden ist [Pflüger'sche Halbmonde, Stöhr (2)].

So lautet nun also die erste zu beantwortende Frage so: sind die Lunulazellen selbständige, peripher gelegene Gebilde, oder sind es die peripherisch gelegenen, protoplasmatischen Theile der central gelegenen Schleimzellen?

Wenn ich nun das Resultat meiner Untersuchungen über die etwaige Zweischichtigkeit des Drüsenepithels in Betracht ziehe, so muss ich nothgedrungen Stöhr und Seidenmann widersprechen und ihre Ansicht für falsch erklären. Denn aus meinen Präparaten geht hervor, dass die Zweischichtigkeit nicht nur scheinbar ist, sondern in der That die Regel bildet. An vielen Stellen zeigen meine Präparate nämlich Kerne in der innern Zone. Also hebt sich die innere Zone nicht nur scheinbar von der äusseren ab, sondern es sind in der That zwei Schichten vorhanden, innen Schleimzellen, aussen protoplasmatische

Zellen. Um einem etwaigen Vorwurf, dass die Schnitte ungenau oder zu dick wären, und deshalb Trugbilder entstanden wären, von vornherein zu begenen, möchte ich hier ausdrücklich hinzufügen, dass erstens die Dicke der Schnitte 5 μ im Durchschnitt beträgt, und dass ich zweitens, wie auch Stöhr verlangt, nur Acini, deren Lumen vom Schnitt getroffen wurde, einer Beurtheilung unterzog. Ein Blick nun auf meine Figuren genügt, um das Zutreffende meiner Ansicht zu besätigen. Und am schönsten zeigen es gerade die mit Thionin gefärbten Schnitte; es scheint mir dies besonders hevorzuheben zu sein, da ja auch Seidenmann an mit Thionin gefärbten Schnitten seine Untersuchungen angestellt hat und keine Kerne in der innern Zone hat finden können. Freilich trifft man gute Stellen natürlich nur in geringerer Anzahl an; die meisten Schnitte zeigen entweder die Acini nicht richtig getroffen, oder wenn diese gut getroffen sind, die Kerne der centralen Schicht nicht, weil entweder diese nicht vom Schnitt getroffen würden oder bei der theilweise sehr starken violetten Färbung des Schleimes nicht oder nur schwer zu erkennen sind. Aber bei genauer Untersuchung findet man äusserst schöne und klare Stellen, wie Fig. 1 u. 2 sie aufweisen. Wir sehen daselbst zweierlei Arten von Zellen, violette und blaue, die Schleimzellen und die Zellen der Halbmonde. Die Körper der violetten Zellen stellen sich von einem Netzwerk violetter Fäden durchzogen dar, die der blauen Zellen erscheinen dagegen granulirt. Auch in den Kernen macht sich sofort ein Unterschied bemerkbar. Die Kerne der blauen Zellen sind blassblau gefärbt, haben ovale oder rundliche Form und zeigen vielfach deutlich Kernkörperchen und Kerngerüst; die Kerne der violetten Zellen sind viel intensiver blau gefärbt und im allgemeinen stark abgeplattet, stellenweise strichförmig. In Folge der starken Volumverkleinerung lassen sich weder Kernkörperchen noch Kerngerüst erkennen. Das Lumen der Drüsenschläuche, welches im allgemeinen relativ eng ist, erscheint theils leer, theils auch ungefüllt von einem violett gefärbten Sekret von bald mehr homogener, bald mehr fädiger Struktur. Sehr schön genau sind auch in beiden Figuren die Grenzen der Halbmonde von den Schleimzellen, als auch stellenweise die der letzteren unter einander zu erkennen. Ebenso ersieht man ohne weiteres, dass das Epithel zweischichtig sein kann, indem sich deutlich

zwei Reihen Zellen, eine centrale violette und eine periphere blaue, und zwar jede mit Kernen versehen, übereinander finden. Die blauen Zellen oder Halbmonde sind aber keineswegs, weil sie peripher liegen, völlig vom Lumen abgesondert, sondern stehen mit demselben in Verbindung, wie einzelne Schnitte deutlich zeigen, an denen man das Lumen sich zwischen die violetten Zellen fortsetzen sieht bis an die Halbmonde; ja, dies sei schon im Voraus erwähnt, bei einigen Präparaten bemerkt man in den Halbmonden selbst mehr oder weniger gut Kanälchen. Doch davon weiter unten.

Im Vergleich zu meinen Figuren würde es, glaube ich, von Interesse sein, einen Blick auf die Figuren zu werfen, die Seidenmann gegeben hat. Sind diese doch auch nach mit Thionin gefärbten Präparaten hergestellt. Abgesehen davon, dass mir diese Figuren etwas allzu schematisirt erscheinen, habe ich daran auszusetzen, dass Seidenmann nicht einen einzigen Halbmond oder Randzellencomplex, wie er es nennt, abgebildet hat, obgleich er doch in seiner Arbeit sich fortwährend mit diesen beschäftigt. Seidenmann's Fig. 5 würde das Bild eines sogenannten Pflüger'schen Halbmondes (siehe oben) darstellen.

Aus dem oben Gesagten geht also zur Genüge hervor, dass Heidenhain und Klein völlig recht hatten, wenn sie das Vorkommen einer Zweischichtigkeit des Epithels annahmen. Hierin stimmen also unsere Untersuchungen überein. In Betreff der Funktion der Halbmonde kann ich mich aber weder diesen Autoren, noch auch Stöhr und Seidenmann anschliessen, da diese alle die Halbmonde für Schleimzellen halten, sei es nun für Ersatzzellen, sei es für sekretleere Schleimzellen.

Wie nun bereits vorher erwähnt, ist im Gegensatz zu den eben angeführten Autoren in den letzten Jahren von anderer Seite die Ansicht ausgesprochen, dass die Halbmonde von der Natur seröser Drüsenzellen seien. Es ist nämlich Ramon y Cajal (12), Retzius (13), Langendorff und Laserstein (14) gelungen, mittelst der Golgi'schen Methode die Sekretwege bis in ihre feinsten Endigungen darzustellen. Und hierbei stellte sich nun die überraschende Thatsache heraus, dass sich die Sekretkanälchen sowohl bei den Eiweissdrüsen als auch bei den Halbmonden finden, dass jedoch die Schleimzellen stets und ständig derselben ermangeln. Laserstein schreibt darüber:

„Von einem dickeren interacinär verlaufenden Hauptaste gehen feinere Seitenäste ab, die den schleimzellenhaltigen Antheil der Acini schlank durchziehen, um erst in dem die protoplasmareichen Zellen enthaltenden Halbmond sich in zwei oder mehr Aestchen zu theilen, die sich ihrerseits wieder theilen oder oft nur stumpfartige Auswüchse zeigen. Es werden ausnahmslos nur die Gianuzzi'schen Halbmonde, nie die Schleimzellen mit Sekretionskapillaren versorgt". In ähnlicher Art äussern sich Ramon y Cajal und Retzius. — Es ist also damit ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Baue des schleimhaltigen und des protoplasmatischen Abschnittes eines Tubulus constatirt. In ersterem geht der Gang nur an dem freien Ende der Zelle entlang, sondert die Zelle also auch nur hier ab; in letzterem treten vor dem Hauptgange des Tubulus zahlreiche feine Aestchen zwischen die einzelnen Zellen, ja vielleicht auch in das Protoplasma der einzelnen Zelle hinein. — Die Untersuchung rein seröser Drüsen seitens der genannten Autoren, namentlich des Pancreas, hat nun mit grösster Sicherheit ergeben, dass hier sich alle Gänge ähnlich verhalten, wie jene in den Lunulis. Also hier wie dort ist das Verhalten der Gänge zu den Zellen dasselbe — und daraus darf auch eine ähnliche Bedeutung auch der Zellen, also auf eine sekretorische Thätigkeit derselben geschlossen werden.

Dass nun die Golgi'sche Methode richtige Bilder entwarf, dass es sich also in der That um Sekretionskanälchen innerhalb der Halbmonde handelt, erhält durch meine Untersuchungen vollkräftige Bestätigung. Mir ist es nämlich gelungen, auch mittelst anderer Färbungsmethoden die Sekretionskanälchen wunderschön klar zur Darstellung zu bringen. Sowohl durch Biondifärbung (Fig. 3) und durch die Eisenalaun-Hämatoxylin-Methode[1]) als auch besonders durch die Hämatoxylin-Kalium bichromicum-Methode (Fig. 4 u. 5) habe ich ausgezeichnete Resultate erhalten. Unter-

1) Während ich meine Untersuchungen mit der Biondifärbung und mit der Hämatoxylin-Kaliumbichromicum-Methode aus eigener Initiative anstellte, habe ich die Eisenalaun-Hämatoxylin-Methode auf Empfehlung von Krause (6) angewendet. Als ich nämlich noch mit meiner Arbeit beschäftigt war, erschien Krause's Abhandlung (6) über die Speicheldrüsen des Igels. In einer Anmerkung sagt nun dieser Autor, dass er mittelst der Eisenalaun-Hämatoxylin-Methode die Sekretionskanälchen äusserst schön darstellen konnte, und empfiehlt diese

werfen wir nun Fig. 4 u. 5, welche nach der letzten Methode hergestellt wurden, einer näheren Betrachtung. Auf den ersten Blick treten sofort die Unterschiede der Struktur der Schleimzellen und der Zellen der Halbmonde hervor. Nun sieht man deutlich das Lumen der Drüsentubuli bis an die Halbmonde hinangehen und von dieser Stelle nun feine helle Röhrchen sich abzweigen, welche nach mehr geradem oder gewundenem Verlauf in der Nähe der Membrana propria enden. Und entsprechend der Schilderung, welche Laserstein (14) von der Verzweigung der Kanälchen in den Halbmonden an den mit Golgi'scher Methode behandelten Präparaten giebt, so bemerkt man auch an meinen Präparate, wie sich vom Lumen zwei oder mehr Kanälchen in die Halbmonden abzweigen. Und zwar verläuft gewöhnlich je ein Kanälchen jederseits an der Grenze zwischen Halbmond und Schleimzellen, während sich ein oder zwei Kanälchen gewöhnlich direkt in die Halbmonde einsenken. Zuweilen kann man weitere Verzweigungen dieser Kanälchen, nie jedoch Anastomosen wahrnehmen. In Bezug auf die Frage, ob diese Kanälchen inter- oder intracellulär verlaufen, möchte ich mich dafür entscheiden, dass sie theils intercellulär, theils intracellulär gelegen sind. Als Beweis für letzteres scheint mir das Verhalten der Kanälchen zum Zellkern; sieht man doch wiederholt, dass die Kanälchen sich direkt dem Kern zuwenden und in seiner nächsten Nähe enden, zuweilen mit einer Erweiterung (Vacuole).

Also geht aus Gesagtem zur Genüge hervor, dass auch die Halbmonde Sekret absondern. Da nun ferner die Halbmonde sowohl in Bezug auf die Golgi'sche Methode als auch andererseits in morphologischer Hinsicht mit den Zellen der Eiweissdrüsen gleiches Verhalten zeigen, so möchte ich meine Ansicht dahin äussern:

„Die Zellen der Gianuzzi'schen Halbmonde sind nicht Schleimzellen, sei es sekretleere, sei es Ersatzzellen, sondern vielmehr seröser Natur;

Methode angelegentlichst. Wesentlich um nachzuprüfen, habe ich nun diese Methode angewendet, und muss Krause zugestehen, dass ich mit derselben sehr schöne Resultate erzielt habe. Nichtsdestoweniger möchte ich doch die Hämatoxylin-Kalium bichromicum-Methode für günstiger erklären.

die Halbmonde bilden also seröse Antheile der Speicheldrüsen."

Es giebt also bei der zweiten der drei Stöhr'schen Speicheldrüsenarten zwei Unterabtheilungen: Gemischte Drüsen, in denen Schleimtubuli und seröse Tubuli vorkommen, und solche, wo der einzelne Tubulus sowohl muköse wie seröse Sekretion ausführt.

Nachdem ich schon mit meiner Arbeit abgeschlossen hatte, wurde mir noch eine Abhandlung von Müller (15) zugestellt, worin auch dieser die Ansicht ausspricht, dass die Zellen der Halbmonde und die Schleimzellen verschiedene Zellarten, Bildungen sui generis seien. Im grossen und ganzen stimmen seine Resultate mit den meinigen in erfreulicher Weise überein, nur in Betreff des Verlaufs der Sekretionskanälchen in den Halbmonden meint Müller, dass dieselben intercellulär und nicht intracellulär gelegen seien. In diesem, für den Gegenstand meiner Arbeit übrigens unwesentlichen Punkte kann ich ihm jedoch nicht beistimmen, wie oben auseinander gesetzt ist.

Literaturverzeichniss.

1. Stöhr, Ph., Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen. 1889.
2. Stöhr, Ph., Ueber Schleimdrüsen. Festschrift für Albert v. Kölliker. Leipzig, 1887.
3. v. Ebner, V., Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen. Graz, 1873.
4. Hoyer, H., Ueber den Nachweis des Mucins in Geweben mittelst der Färbemethode. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVI, 1890.
5. Krause, R., Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber. Erste Abhandlung: Ueber den Bau der Gallenkapillaren. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXXXII, 1893.
6. Krause, R., Zur Histologie der Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen des Igels. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXX, 1895.
7. Heidenhain, R., Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung. Studien des physiologischen Instituts zu Breslau. 1868. Heft 4.

8. Beyer, J., Die Glandula sublingualis, ihr histologischer Bau und ihre funktionellen Veränderungen. Dissertation. Breslau, 1879.
9. Lawdowsky, M., Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüse. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band XIII, 1877.
10. Seidenmann, M., Beitrag zur Mikrophysiologie der Schleimdrüsen. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Band X, Heft 12, 1893.
11. Pflüger, Die Speicheldrüsen. Im Handbuch der Lehre von den Geweben, herausgegeben von Stricker. Leipz. 1871, Bd. I, S. 329.
12. Ramon y Cajal, Nuevas aplicacions del metodo de coloracion de Golgi. Barcelona, 1889.
13. Retzius, Ueber die Anfänge der Drüsengänge und die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen des Hundes. Biologische Untersuchungen. Band III, S. 59. Stockholm, 1892.
14. Laserstein, S., Ueber die Anfänge der Absonderungswege in den Speicheldrüsen und im Pancreas. Archiv für die ges. Physiologie. Bd. 55, 1893.
15. Müller, E., Ueber Sekretkapillaren. Archiv für mikroskopische Anatomie. Band XXXXV. 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXI.

Fig. 1. Gl. submaxillaris. Katze. Thioninfärbung. Leitz Oc. 3. Obj. 7. Tubus ausgezogen.

Fig. 2. Gl. submaxillaris. Mensch. Thioninfärbung. Leitz Oc. 1. Obj. 7. Tubus ausgezogen.

Fig. 3. Gl. submaxillaris. Katze. Biondifärbung. Leitz Oc. 3. Obj. 7. Tubus ausgezogen.

Fig. 4. Gl. submaxillaris. Katze. Hämatoxylin-Kalium bichromicum. Leitz Oc. 1. Obj. 7. Tubus ausgezogen.

Fig. 5. Gl. submaxillaris. Katze. Hämatoxylin-Kalium bichromicum. Leitz Oc. 1. Obj. 7. Tubus ausgezogen.

(Aus dem II. anatomischen Institut der Berliner Universität.)

Ueber die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmkanals beim Frosch.

Von

Dr. **Arthur W. Weysse.**

Hierzu Tafel XXXII und XXXIII.

Einleitung.

Obwohl man die erste Entwicklung des Frosches viel untersucht hat, giebt es immerhin noch ziemlich viele Punkte in seiner Entwicklungsgeschichte, die weder klar beschrieben noch befriedigend erklärt worden sind. Die Ursache hierfür liegt nicht etwa allein in der grossen Dottermenge des Froscheies, welche den Verlauf der Entwicklung nur schwierig verfolgen lässt, — giebt es doch eine Menge Wirbelthiereier mit eben soviel Dottermaterial, deren Entwicklung wir viel genauer kennen — vielmehr ist die Schwierigkeit der Untersuchung beim Froschei besonders dadurch bedingt, dass hier die ganze Dottermasse Antheil an der Eifurchung hat und auf einem etwas späteren Stadium in den Körper der Larve selbst zu liegen kommt.

Aus diesen Gründen habe ich mich vor einigen Monaten entschlossen, die Entwicklung der Hauptanhänge des Darmkanals beim Frosch zu untersuchen, und es ist mir gelungen, gerade bei diesem Thiere eine eigenthümliche Art der Entwicklung zu konstatiren, die verschieden zu sein scheint von derjenigen der anderen Wirbelthiere, und es scheint mir, als ob sie auf einige allgemeine Theorien der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, die von keinem geringen Interesse sind, einiges Licht wirft.

Diese Arbeit, die, von mir zunächst in Leipzig begonnen, dann später in Berlin zu Ende gebracht worden ist, gründet sich auf Untersuchungen, die fast ausschliesslich an Larven von Rana temporaria und Rana esculenta gemacht sind. — Meine Erklärung aber wird sich im Allgemeinen auf die Verhältnisse beziehen, wie sie bei R. temporaria bestehen, zumal es nur sehr wenige Unterschiede in der Entwicklung der beiden Arten giebt.

Auch werde ich bemüht sein, alle wichtigen Unterschiede, die vorhanden sind, zu erwähnen.

Die Figuren sind nach Schnitten von R. temporaria mit dem Zeichnenapparat gezeichnet. Bei meiner Arbeit in Leipzig benutzte ich schon conservirtes Material, welches Herr Dr. S. Kästner im anatomischen Institut mir freundlichst dazu überlassen hatte. Die Embryonen waren in toto in Meyer's HCl-Carmin gefärbt, in Xylol durchsichtig gemacht, in Paraffin eingebettet und in Schnitte von 5, 7,5 oder 10 μ Dicke zerlegt.

Nach meiner Ankunft in Berlin bekam ich lebende Larven von R. temporaria und von R. esculenta, welche ich in $^1/_4$ % Chromsäurelösung während 24 Stunden fixirte und dann 24 Stunden in destillirtem Wasser auswusch, die Embryonen von R. temporaria wurden, nachdem sie in Xylol durchsichtig gemacht und in Paraffin eingebettet waren, in Schnitte von 10 μ Dicke mit dem Jung'schen Microtom zerlegt und mit Eiweiss-Fixatif und Canada-Balsam aufgeklebt, ohne dass sie gefärbt waren. Weil nämlich die Embryonen von R. temporaria sehr viel Pigment enthalten, ist das Färben nicht nothwendig. Es kann vielleicht etwas vortheilhaft sein, die Kerne sehr schwach mit Boraxcarmin zu färben. Doch abgesehen davon, dass dies überflüssig wäre, ist eine starke Färbung der Schnitte schon deswegen zu vermeiden, weil gerade durch die Färbung die Vertheilung der Pigmentkörnchen verdeckt wird, und gerade dies immerhin ein wichtiger Punkt ist für die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte von vielen Organen, bei denen eben die Anwesenheit oder die Abwesenheit des Pigmentes eine wichtige Rolle spielt. Die Larven von R. esculenta wurden 24 Stunden in Boraxcarmin gefärbt, 24 Stunden in HCl-Alcohol ausgewaschen und dann ebenso wie die Larven von R. temporaria behandelt. In diesem Falle war das Färben natürlich nothwendig wegen des Mangels an Pigment, und mit Boraxcarmin habe ich hier brillante Präparate bekommen.

Die Schnitte wurden in drei Richtungen gemacht, in transversaler, sagittaler und frontaler. Die transversalen und die sagittalen Schnitte halte ich für die werthvollsten. Ich habe sagittale Schnitte aus transversalen reconstruirt: weil diese aber nichts Neues zu den Verhältnissen, wie sie aus sagittalen Schnitten durch Embryonen selbst sich darstellten, hinzufügten, habe ich

sie auf den Tafeln nicht reproduciren lassen. Die Rekonstruktionsmethode von Wachsplattenmodellen, mit welcher Hammer (93) brillante Resultate für die Entwicklung der Leber in allen Wirbelthiergruppen mit Ausnahme der Amphibien erhalten hat, habe ich nicht benutzt, weil in den ersten Entwicklungsstadien der Hauptanhangsorgane des Darmkanals beim Frosch solche Modelle sehr wenig nützen würden, um jemandem eine Vorstellung von dem Entwicklungsprocess zu geben. Es liegt dies daran, dass gerade jene Organe — wie ich in dieser Arbeit zu bestätigen hoffe — meistens bloss Differenzirungen innerhalb einer grossen Dottermasse sind, wo die äussere Form der verschiedenen Organe sich langsamer entwickelt und in einem verhältnissmässig späteren Entwicklungsstadium als bei anderen Wirbelthieren zu erscheinen beginnt.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf die ersten Anlagen der Leber, der Lungen, und des Pancreas. Hauptsächlich aber werde ich von der Leberentwicklung sprechen, einmal weil sie beim Frosch weniger bekannt ist und dann weil sie dasselbe Entwicklungsprincip wie die Lungen und das Pancreas darbietet. Die Entwicklungsgeschichte des Pancreas ist schon ziemlich festgestellt, wie z. B. von Balfour (77), Laguesse (89), Felix (92), Stöhr (93), etc. Meine Figuren, welche die Leberentwicklung in transversalen und sagittalen Schnitten darstellen, sind sorgfältig mit dem Zeichnenapparat gezeichnet und so eingerichtet, dass sie soweit als möglich denselben Eindruck hervorbringen wie die Schnitte selbst. Ich habe dabei Einzelheiten in einigen Theilen der Figuren 9, 10 und 11 ausgelassen, da sie überflüssig sind, um den in Frage kommenden Entwicklungspunkt zu erklären. Sonst ist nichts ausgelassen mit Ausnahme der Dotterkörnchen, die so zahlreich sind, dass, wenn man sie in die Figuren bei dieser kleinen Vergrösserung einzeichnen wollte, die wichtigeren Punkte der Entwicklungsgeschichte beträchtlich an Deutlichkeit verlieren würden. Der Klarheit wegen erscheint es mir nun am zweckmässigsten, die Leberentwicklungsgeschichte, wie sie bei verschiedenen Wirbelthiergruppen schon beschrieben ist, kurz zusammenzufassen, dann den Prozess der Leberentwicklung beim Frosch, wie ich ihn selbst beobachtet habe, zu beschreiben, und endlich einige theoretische Fragen, die damit verbunden sind, zu berücksichtigen.

Herrn Geheimrath Professor Dr. R. Leuckart, für sein freundliches Interesse an meiner Arbeit in Leipzig, Herrn Privatdocenten Dr. S. Kästner, der mir sein Material, sein Laboratorium und seine Apparate zu benutzen erlaubte, Herrn Professor Dr. O. Hertwig, bei dem es mir gestattet war, diese Arbeit zu Ende zu bringen, und auch Herrn Geheimrath Professor Dr. F. E. Schulze für seine freundliche Erlaubniss die Bibliothek des Zoologischen Instituts zu benutzen, möchte ich meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Entwicklungsgeschichte der Darmanhänge.

In der Entwicklung der Wirbelthierlunge im allgemeinen gibt es bei allen Gruppen so wenig Unterschiede in den ersten Anlagen, dass ich mich hier kurz fassen kann. Die Anlage erscheint als eine einfache oder verdoppelte Ausstülpung der ventralen Wand des Oesophagus. Dieser Process findet bei allen Wirbelthieren statt; bei den Amphibien aber zeigen sich einige eigenthümliche Aenderungen dieses allgemeinen Vorganges, welche Götte (75) mit Klarheit für Bombinator beschrieben hat; und da die Entwicklung bei Rana beinahe genau mit jener übereinstimmt, so sei es mir erlaubt, die wichtigen Punkte von Götte's (75) Beschreibung hier zu citiren. Er sagt:

„Hinter der Kehlkopfgegend bleibt nicht bloss der dorsale Abschnitt des Lungendarms als vordere Speiseröhre etwas erweitert, sondern auch der ventrale buchtet sich seitlich aus und bildet so die breite Lungenwurzel, deren Höhle mit dem Kanal der vorderen Speiseröhre noch einige Zeit gleichsam durch eine hintere Fortsetzung der Stimmritze in Verbindung bleibt. . . . Die Anlagen dieser Organe (die Lungen) sind aber nicht als einfache Ausstülpungen des Lungendarms aufzufassen, sondern nachdem eine quere Erweiterung der Darmblattröhre die Lungenwurzel angedeutet, entwickelt zunächst das Visceralblatt eine grössere Thätigkeit, indem es unter dem Zufluss der alsdann überall einwandernden Dotterbildungszellen jederseits von der Lungenwurzel aus rückwärts zu einem mächtigen soliden Wulste anschwillt, welcher in kontinuirlichem Zusammenhange mit der übrigen Darmwand über sie hingleitet.“

Ohne die Entwicklungsgeschichte der Lungen hier weiter zu betrachten, möchte ich jetzt ein paar Worte über die Leber-

entwicklung sagen. In der Leberentwicklung finden wir einige Verschiedenheiten bei den verschiedenen Wirbelthiergruppen. Balfour (81) sagt: „In einfachster Form tritt sie bei Amphioxus als unpaares, unverzweigtes Divertikel des Darmcanals unmittelbar hinter der Kiemenregion auf, das sich nach vorn wendet und auf der linken Seite des Körpers liegt.“ Hertwig (93) giebt beinahe dieselbe Beschreibung. Die Entwicklung bei anderen Wirbelthieren ist etwas complicirter; wenigstens in späteren Stadien. Bei den Selachiern ist eine einfache Ausstülpung der Darmwand von früheren Forschern beschrieben; z. B. Balfour (81) sagt, als er von der allgemeinen Entwicklung dieses Organs spricht:

„Es entsteht als ventraler Auswuchs aus dem Duodenum. Derselbe ist entweder zuerst einfach und wächst dann erst in zwei Lappen aus wie bei den Elasmobranchiern und Amphibien, oder er zeigt von Anfang an die Form von zwei etwas ungleich grossen Divertikeln wie bei den Vögeln, oder endlich es entsteht wie beim Kaninchen zuerst nur ein Divertikel, während ein zweites etwas später auftritt.“

Vor kurzer Zeit aber hat Hammar (93) in seinen vergleichenden Studien über die Leberentwicklung gefunden, dass die Anlage etwas anders ist. Er sagt:

„Bei der Anlegung des Darmrohres werden von demselben zwei Seitenausbuchtungen und gleich darauf zwischen und unter diesen ein medianer Divertikel gebildet. Durch einen craniocaudalwärts gehenden Abschnürungsprocess lösen sich erst die Seitendivertikel vom Darmrohr. Dabei behalten sie ihren gegenseitigen Zusammenhang. Im weiteren Verlauf trennt sich auch der mediane Divertikel immer mehr vom Darm, so dass seine Mündungsstelle in demselben sich immer mehr caudalwärts verschiebt.“

Balfour (81) hat dann eine ventrale Ausstülpung, aus welcher später zwei laterale Processe herauskommen, gefunden, — Hammar (93) findet zwei laterale Ausstülpungen und zu gleicher Zeit eine ventrale. Die Untersuchungsmethoden von Hammar scheinen ganz praktisch und sorgfältig ausgeführt, so dass es wenig Fehlerquellen giebt. Bei den Teleostiern hat Stöhr (93) eine Verdickung der ventralen Wand des Darmcanals als erste Anlage der Leber beschrieben, „welche, im Bereiche

des Kopfes unter der Mitte der Ohrblasen beginnend, sich ca. 0,2 mm caudalwärts erstreckt. Der Darm besitzt kein Lumen, die Richtung der wandstandigen Epithelzellen verräth jedoch deutlich, dass es sich um eine Ausstülpung der ventralen Darmwand handelt.“

Bei Amphibien hat Götte (75) die erste Anlage der Leber als Ausstülpung der ventralen Wand des Darmes gerade vor der grossen Dottermasse beobachtet. Er beschreibt sie folgendermaassen:

„Die erste Anlage der Leber zeigt sich in der vorderen unteren sackförmigen Ausbuchtung des Vorderdarms, welche beim Beginn der aktiven Umbildung des Darmblattes als erster Ausdruck seiner Ausdehnung erscheint. Die Folge zeigt, dass diese Thätigkeit mit einem organischen Wachsthum unter Massenzunahme nichts zu thun hat; denn die Ausdehnung geht im Allgemeinen mit der Verkleinerung der Zellen und der Verdünnung des ganzen Blattes Hand in Hand, und beides schreitet dort am schnellsten fort, wo die Formbedingungen dazu am günstigsten sind, nämlich die Ausdehnung genügenden Spielraum findet. Daher scheint es natürlich, dass der Darmblattsack sich zuerst gegen die freie Perikardialhöhle ausbuchtet.“

Von dieser Beschreibung werde ich später sprechen, wenn ich die Leberentwicklung beschreiben werde, wie ich sie bei Rana beobachtet habe, wo die Verhältnisse etwas anders als bei Bombinator zu liegen scheinen.

Ueber die Leberentwicklung bei Reptilien wissen wir ziemlich wenig. Hammar (93) hat einige Modelle hergestellt, z. B. von Lacerta agilis, L. muralis, und Coluber natrix, die eine einzige Ausstülpung zeigen; aber die Anzahl dieser Modelle ist, wie er meint, zu gering, um einen allgemeinen Schluss über die Entwicklung in der ganzen Reptiliengruppe daraus zu ziehen. Im Gegentheil bei Vögeln giebt es sogar ziemlich übereinstimmend eine doppelte Anlage. Götte (67) beobachtete zwei hohle Höckerchen, die aus der Darmwand hervorspringen. Felix (92) findet, dass

„die Leber des Hühnchens sich aus zwei unpaaren an der ventralen Seite des Vorderdarms hintereinander gelegenen Rinnen entwickelt. Durch allmähliche Abschnürung der Rinnen entstehen die Lebergänge (cranialer und caudaler Lebergang).“

Hammar (93) hat ein ähnliches Verhältniss angetroffen:

„Beim Zusammenwachsen des Darmrohres wird beim Hühnchen die Leber in Form von zwei median, längs der Darmnaht auftretenden, aufwärts gerichteten, kurzen Blindsäcken — einem cephalen und einem caudalen — angelegt. . . . Der cephale Gang wird am frühesten angelegt . . . . Die caudale Leberanlage dagegen tritt erst als Ausbuchtung (resp. Verdickung?) im Epithel der Darmrinne auf — eine jederseits. Bei der Anlegung der Darmnaht verschmelzen diese von beiden Seiten zu einem ganz kurzen Divertikel."

Bei Säugethieren ist eine doppelte Leberanlage beschrieben worden, z. B. von Felix (92):

„Kaninchen und Menschen besitzen gleichfalls zwei Lebergänge, einen cranialen und einen caudalen. Sie entstehen gleichfalls durch Abschnürung von der Darmwand."

Hammar (93) aber, findet nur eine. In der Beschreibung seiner Modelle der Leberentwicklung bei Säugethieren sagt er:

„Sämmtliche Modelle (auch das des 11tägigen Kaninchens) zeigen nur einen einzigen Lebergang."

Nach diesem kurzen Ueberblick über die beschriebenen Leberentwicklungen kann ich ein paar Worte über die Pancreasentwicklung sagen. Zunächst bemerkt man, dass die neueren Forscher über diesen Entwicklungsprocess untereinander so einig sind, dass man die älteren Untersuchungen als unvollständig betrachten kann.

Diese neueren Arbeiten zeigen, dass das Pancreas in der Regel aus drei Anlagen, — einer dorsalen und zwei ventralen, von denen wieder die eine links und die andere rechts vom Darmkanal gelegen ist, — sich entwickelt. Bei den Teleostiern ist dies der Fall, wie z. B. Göppert (93) und Stöhr (93) gezeigt haben. Bei den Amphibien haben Götte (75) und Göppert (91) auch eine dreifache Anlage bestätigt. Die neueste Arbeit über Reptilien stammt von Janošik (95) der bei Lacerta agilis eine dreifache Anlage findet. Er sagt:

„Nous trouvons à ce moment trois ébauches pancréatiques; l'une est située du côté proximal, et s'étend jusqu'au contact du foie; à celle-ci s'unit l'ébauche dorsale et la troisième se développe dans la direction distale."

Mit der späteren Entwicklung des Pancreas und seiner

Gänge haben wir hier natürlich nichts zu thun. Bei Vögeln und Säugethieren ist gleichfalls eine mehrfache Anlage beobachtet worden, von Felix (92) beim Hühnchen, Menschen, und bei der Katze, von Hamburger (92) beim Menschen, u. s. w.

Entwicklungsgeschichte der Darmanhänge bei Rana.

Nach dieser kurzen Zusammenfassung der Beobachtungen über die Entwicklung der Darmanhangsorgane bei den verschiedenen Wirbelthiergruppen, die nöthig war, um eine Grundlage für die Vergleichung der Entwicklungsgeschichte, wie ich sie beim Frosch beobachtet habe, zu liefern, möchte ich nun die Leberentwicklung bei Rana temporaria beschreiben und dann kurz erwähnen, wie die Anlagen der Lungen und des Pancreas sich entwickeln. Die Thatsachen, wie ich sie bei R. temporaria beobachtet habe, sind für R. esculenta gleichfalls gültig; der einzige für die Organanlagen selbst wichtige und merkwürdige Unterschied liegt in der geringeren Quantität von Pigment bei R. esculenta und in der Thatsache, dass die Anlage der Lungen sich in einem etwas späteren Entwicklungsstadium als bei R. temporaria findet.

Die erste Anlage der Leber ist durch die Abbildungen auf den zwei Tafeln, welche diese Arbeit begleiten, erläutert. Figur 1 ist ein sagittaler Schnitt. Bei diesem Entwicklungsstadium ist es schwer einen Schnitt, welcher direct in der Mittellinie des Larven-Körpers liegt, zu bekommen, da die Larven während des Fixirungsprocesses sich immer etwas zu biegen geneigt sind. Daher erhält man, wie in Figur 1 meist nur Schnitte, die einen Theil des Centralnervensystems getroffen haben. Auf diesem Schnitte aber haben wir die ganze Länge des Darmkanals, oder — wie ich lieber sagen möchte — der Anlage des Darmkanals getroffen. Es giebt noch keine Mundöffnung; die Afteröffnung hat sich aber schon gebildet. Auf diesem Entwicklungsstadium giebt es nur drei vollständig formirte Urwirbel. Die Zellen aller embryonalen Schichten sind besonders gross und deutlich. Die äussere Schicht von Ectodermzellen ist stark pigmentirt, und viel Pigment ist auch in den Nervenrohrzellen sowie in den Urwirbeln vorhanden. Die Pigmentvertheilung in den Entodermzellen ist merkwürdig und in den Dotterzellen von besonderer Bedeutung. Das Pigment ist in den Zellen, welche die dorsale Wand

des Darmkanals bilden, vorhanden, ebenso auch in der Gruppe von Dotterzellen, welche die hintere Wand der Mundhöhle begrenzen und etwas mehr nach hinten reichen. Dies ist bedeutsam, da gerade diese Zellen zu der ersten Anlage der Leber bestimmt sind, und jener Niederschlag von Pigment ist das erste Zeugniss in der Zellenstructur, dass diese Zellen in der allgemeinen Dottermasse der Larve eine besondere Verrichtung haben sollen. Das Pigment liegt, wie man bemerken wird, grösstentheils an der Zellenoberfläche und ist nicht durch die ganze Zellmasse vertheilt. Alle Entodermzellen sind natürlich sehr reich an Dotterkörnchen, auch die Kerne derselben sind etwas pigmentirt.

Die Figuren 2 und 3 stellen später folgende Stadien vor, wo die Leberanlage deutlicher erscheint, da in diesen Schnitten eine dorsoventrale Spalte sich formirt hat, die zugleich von der Mundhöhle und dem vorderen Theile des Darmkanals fortrückt. In Figur 2 hat diese Spalte nur durch die Hälfte der Dottermasse hindurchgereicht, und der Schnitt ist deswegen besonders glücklich in seiner Richtung getroffen, weil er durch die ganze dorso-ventrale Weite dieser Spalte hindurchgeht. Auf diesem Stadium ist die Spalte sehr eng, wie man an dem Querschnitte, der in Figur 3 abgebildet ist, sehen kann. Bei dieser Larve hat sie tief in den ventralen Theil der Dotterzellenmasse hineingereicht, und auf Figur 2 findet man, wegen der Dicke der Schnitte, die Dotterzellen, welche lateral von der Spalte liegen. An diesen Schnitten sieht man, dass ein Niederschlag des Pigments der Bildung der Spalte voraufgegangen ist, und in Figur 3 ist er beschränkt bei den tiefer liegenden Dotterzellen auf diejenigen, welche die Spalte begrenzen, und auf die mehr an ihrem ventralen Ende anliegenden Zellen, da an dieser Stelle, wie wir gleich sehen werden, die Lebergänge und die äussere Form sich erst entwickeln. Dass dies wirklich die Anlage der Leber ist, wird aus meiner Beschreibung der späteren Entwicklungsstadien klar werden; der Punkt von Wichtigkeit aber, welchen ich jetzt schon betonen möchte, ist, dass diese Spalte in Wirklichkeit keine Ausstülpung der Darmwand ist, da eine solche Ausstülpung auf diesem Entwicklungsstadium unmöglich verständlich — wenigstens auf der ventralen Seite — wäre, wo es nur eine solide Masse von Dotterzellen giebt, die allein hier in dieser

vorderen Gegend durch Pigmentniederschlag differenziert sind. Dieser Process oder diese Differenzierungsmethode kommt auf dasselbe hinaus, was Robinson und Assheton (91) bei früheren Entwicklungsstadien von Rana temporaria über die Bildung der Urdarmhöhle schon beschrieben haben. Sie fassen ihre Untersuchungen über diesen Punkt kurz folgendermaassen zusammen:

„The archenteron of the Anura is not formed by invagination, but by a process of splitting amongst the yolk cells very similar to that described by Houssay[1]) in the axolotl. The situation of the archenteric cavity is first defined by the deposition of pigment in the adjacent margins of a double row of yolk cells."

Ob ihre Beobachtungen über den Gastrulationsprocess richtig sind oder nicht, kann ich nicht sagen; die Differencirungsmethode aber, welche von ihnen beschrieben wird, ist analog der Spaltbildung, welche die erste Anlage des Leberganges bildet.

Wenn die Spalte sich aber soweit ventralwärts, wie man sie in Figur 3 sieht, hingezogen hat, so hört sie auf nach dieser Richtung hin weiter zu wachsen. Die Zellen an dem ventralen Ende weichen nun immer weiter auseinander, und dadurch wird ein Hohlraum in der Dotterzellenmasse dieser Gegend formirt. Aus diesem Hohlraum sieht man dann nach genau demselben Differencirungsprocesse — d. h. durch Pigmentniederschlag und Auseinanderweichen der Zellen, — die Spalte sich der ventralen Dottermasse entlang nach hinten ziehen, wie z. B. in Figur 12, wo der Embryo sich auf einem viel späteren Entwicklungsstadium befindet. Die Herzanlage ist hier ja schon vorhanden. Diese enge Spalte erweitert sich später und bildet so dasjenige, was man den hinteren oder caudalen Lebergang nennen darf. Der vordere oder cephale Lebergang scheint jedoch durch einen wirklichen Faltungsprocess gebildet zu werden, ebenso wie dies nach den gemachten Beobachtungen bei der ganzen Leberanlage der anderen Wirbelthiere der Fall ist. Die Zellengruppe, welche den vorderen Theil der Leberanlage bildet, faltet sich oder bringt eine Ausstülpung hervor in der Richtung der

1) Houssay, F., Études d'Embryologie sur les Vertébrés. Archives de Zool. Experimentale, 1890. Nr. 2. pp. 145—245, pl. X—XIV.

Herzanlage oder dem Pleura-Hohlraume zu; wie man das in Figur 13 sieht.

Die Anlage der Leber auf diesem Stadium und ihr Verhältniss zu den Anlagen der übrigen Organe wird etwas verständlicher an Querschnitten werden. Die Figuren 4 bis 8 sind von Larven, die ungefähr demselben Entwicklungsstadium wie Figur 13 angehören, gewonnen. Die Schnitte sind in verschiedenen Entfernungen von einander durch die Leberanlage von vorn nach hinten gelegt. Figur 4 geht durch den vorderen Leberfortsatz, wo der Lebergang nicht hinreicht, so dass es hier nur eine solide Masse von Dotterzellen giebt. Zwischen diesen Zellen und der mehr dorsal liegenden Dotterzellenmasse befinden sich Mesodermzellen. Ueber diese dorsal liegenden Dotterzellen, die einen Theil des Darmkanals bilden, werde ich später etwas zu sagen haben. Lateral und ventral von der Leber finden sich die zwei Mesodermschichten — splanchnisches und somatisches Mesoderm — und auf der rechten Seite der Figur sieht man ein deutliches Coelom oder eine pleuroperitoneale Höhle. Genau dieselbe Figur würde man bekommen, wenn man einen Querschnitt durch den vorderen Leberfortsatz bei Figur 13 gerade hinter der Pleurahöhle hindurch legen würde. Figur 5 stammt von derselben Larve wie Figur 4, nur fünf Schnitte, also 0,05 mm weiter caudalwärts. Die Verhältnisse hier sind leicht zu verstehen, wenn man diese Figur auch mit Figur 13 vergleicht. Der vordere Lebergang erscheint in Querschnitt in der Mitte der Leberzellenmasse. Die Verhältnisse zu den übrigen Structuren, Mesoderm, Darmkanal, u. s. w., sind im allgemeinen gleich wie auf dem Schnitte in Figur 4. Den nächsten Schnitt sieht man auf Figur 6, und er ist von besonderem Interesse. Er ist von derselben Larve gewonnen wie die zwei vorhergehenden Schnitte und acht Schnitte von Figur 5 entfernt, — also 0,08 mm weiter hinten gelegen. Die Schnitte gehen übrigens ein wenig schief durch die Larve, so dass die rechte Seite der Figur etwas mehr nach vorn als die linke liegt.

Dieser Umstand ist besonders vortheilhaft bei Figur 6, weil gerade auf dieser Stelle eine Differencirung in den Entodermzellen aufhört, wovon ich gleich weiter werde zu sprechen haben. Auf dieser Stelle sind auch der Hohlraum des Darmes und derjenige des Leberganges genau mit einander verbunden, — d. h.

dieser Schnitt entspricht einem späteren Stadium des in Figur 3 abgebildeten Schnittes. Der Hohlraum des Darmkanals ist von fast derselben Breite wie auf dem früheren Stadium geblieben; der Lebergang aber hat sich erweitert, und die anliegenden Zellen sind kleiner geworden. Wenn man weiter nach hinten geht, so trifft man die Verhältnisse, wie sie auf Figuren 7 und 8 abgebildet sind. In Figur 7 sieht man die Erweiterung des linken Leberganges, von dem man die erste Anlage auf Figur 12 erblickt; dieselbe trifft man aber nicht in Figur 13 an, da es fast unmöglich ist eine Larve so zu orientiren, dass ein Sagittalschnitt genau durch den gewünschten Theil der inneren Organe geht, nicht nur, weil die Larven während des Fixirungsprocesses sich oft etwas zu biegen pflegen, sondern auch, weil die inneren Hohlräume nicht immer in der Medianebene liegen, oder auch sich zuweilen etwas biegen in ihrem Laufe, wie man deutlich an Querschnitten sehen kann. Figur 8 geht hinter der Leberanlage durch, wo nur der Hohlraum des Darmkanals in dem dorsalen Theil der Masse von Dotterzellen vorhanden ist. Gerade in dieser Gegend aber, nämlich der in den Figuren 7 und 8 dargestellten trifft man auf einem späteren Entwicklungsstadium die ersten Pancreasanlagen, die ich später kurz erwähnen will. Die spätere Leberentwicklung habe ich in dieser Arbeit nicht berücksichtigt.

Um meine Beobachtungen über die erste Leberanlage leichter mit den Untersuchungen anderer Forscher zu vergleichen, will ich sie folgendermaassen kurz zusammenfassen: — Die erste Anlage der Leber erscheint sehr früh in der Entwicklungsgeschichte des Frosches und entsteht aus einer Gruppe von Dotterzellen, die in dem ventralen Theil der Larve genau hinter der Mundhöhle liegt. Die Gegenwart von Pigment in den Dotterzellen macht sie zunächst sichtbar, und bald ist sie weiter differenziert durch eine enge Spalte, die zugleich aus der Mundhöhle und dem Vorderdarm hervorspringt. Wenn diese Spalte beinach bis zur ventralen Grenze der Dotterzellen hinreicht, geht sie nach hinten und bildet auf diese Weise die Anlage des caudalen Leberganges. Die vordere Masse von Dotterzellen, die jetzt zu einer dünnen, immer zwei oder drei Zellen dicken Schicht reducirt ist, faltet sich oder stülpt sich nach vorne aus, so dass sie in engem Zusammenhang mit dem Pleurahohlraum und der Herz-

anlage steht; sie bildet auf diese Weise den vorderen Lebergang. Die Zellen der Leberanlage werden kleiner als die Dotterzellen, welche weiter nach hinten liegen. Man muss also die erste Leberanlage als eine einfache Structur, d. h. eine einzige Differencirung einer bestimmten Zellengruppe in der grossen, eingeschlossenen Dottermasse betrachten.

Nun möchte ich ein paar Worte über die erste Anlage der Lungen und des Pancreas sagen. Wie ich schon kurz erwähnt habe, entwickeln sich die Lungen bei Rana esculenta etwas später als bei R. temporaria, wo die erste Anlage schon in dem Stadium, wie es auf Figur 4 abgebildet ist, erscheint. In dieser Figur sieht man zwischen Leberanlage und Chorda eine Dotterzellen-Ansammlung, die einen Hohlraum enthält, welcher dorsalwärts und ventralwärts differencirt ist. Dieser Hohlraum ist an seinem dorsalen Ende erweitert, in der mittleren Gegend kommen die Wände beinahe in Berührung, an dem ventralen Ende aber ist er wiederum erweitert und dehnt sich nach der linken und nach der rechten Seite hin aus. In Figur 5 sieht man dies noch deutlicher; die dorsalen und die ventralen Erweiterungen sind an dieser Stelle durch eine bis zur Berührung führende gegenseitige Annäherung der mittleren Wände fast von einander getrennt. Die dorsale Erweiterung ist natürlich der Darmkanal, die ventrale dagegen stellt ohne Frage die erste Anlage der Lungen dar, die sich eben schon bilden, während die Dotterzellen erst theilweise differenziert sind. Diesen Process kann man nicht als ein ebenso vollkommenes Beispiel für die Abschnürung eines Dotterzellencomplexes behufs Organbildung betrachten, wie dies der Fall bei der Leber ist; es bleibt aber zu bemerken, dass er nur geringe Aehnlichkeit mit einer die Bildung dieser Anlage bezweckenden Ausstülpung der Vorderdarmwand hat. Zu ähnlichen Resultaten ist Götte (75) gekommen, wie ich schon citirt habe. Figur 6 zeigt eines der schönsten Beispiele von diesem Abschnürungsprocess. Auf der rechten Seite der Figur befindet sich der hintere Theil der Lungenanlage, welche auf der Distalwand deutlich vom Darmkanal und von der Leberanlage durch zwei scharfmarkirte Furchen abgegrenzt ist, und auf seiner Proximalwand sieht man den Leberhohlraum, der wie eine enge Furche in die Dotterzellenmasse hineinreicht. Auf der linken Seite der Figur in derselben Gegend sieht man nur die bis jetzt

noch nicht differencirte Masse der Dotterzellen. Die erste Anlage der Lungen bei Rana temporaria können wir also auch als eine gewisse Gruppe von Dotterzellen betrachten, die eben so fest bestimmt ist, wie die Gruppe der Leberanlage.

Ueber die Pancreasentwicklung ist schon so viel geschrieben worden, dass, etwas über diesem Punkt zu sagen, als überflüssig erscheinen könnte. Bei R. temporaria aber müssen wir die Anlage des Pancreas von einem anderen Gesichtspunkte aus als bei anderen Wirbelthieren und auch bei einigen anderen Amphibien betrachten. Denn die von mir gemachten Beobachtungen scheinen doch wieder zu zeigen, dass auch hier der in Frage kommende Process nicht eine Ausstülpung oder Ausbuchtung der Darmwand ist, sondern vielmehr eine Abschnürung von bestimmten Dotterzellengruppen. Die Figuren 9, 10 und 11 sind Abbildungen von den drei Pancreasanlagen. In Figur 9 sieht man die linke ventrale und am meisten nach vorn gelegene Anlage, in Figur 10 die rechte ventrale Anlage, in welche der Hohlraum des Darmkanals schon hineinreicht, und in Figur 11 die dorsale Anlage, welche in diesem Stadium noch eine solide Zellenmasse in enger Verbindung mit den Dotterzellen darstellt. Hier scheint es mir nun ebenfalls erwiesen, dass eben dasselbe Entwicklungsprincip bei der Bildung dieser drei Anlagen herrscht, welches wir schon bei der Bildung der Leberanlage und der Lungenanlage beobachtet haben. Bei einer so frühzeitigen Bildung der Pancreasanlagen ist ein wirklicher Faltungsprocess mechanisch unmöglich; jener Process ist eben wieder nichts anderes als eine Abschnürung bestimmter und differencirter Dotterzellengruppen.

Theoretische Betrachtungen.

Die Resultate dieser Beobachtungen über die Entwicklung der Hauptanhangsorgane des Darmkanals werfen auf manche Frage von allgemeinem entwicklungsgeschichtlichem Interesse einiges Licht.

Fassen wir zunächst das Verhältniss des Dotters beim Frosch zu den übrigen Embryonalstructuren ins Auge und die Rolle, die es bei der Entwicklung der Larve spielt. Die Dotterzellen beim Frosch haben eine characteristische, so zu sagen eigenthümliche Stellung, da in einem frühen Entwicklungsstadium der allergrösste Theil des Embryos aus Dotterzellen besteht, die gänzlich innerhalb der Larve liegen. Diese Erscheinung erreicht

bei keiner anderen Wirbelthiergruppe denselben hohen Grad der Ausbildung wie beim Frosch. Bei einigen Salzwasserteleostiern findet eine Furchung der ganzen Dottermasse in deutlich begrenzte Zellen statt, und über diese Masse wächst das Ectoderm etc.; der Embryo aber hat wesentlich seine Lage auf einem Pol dieser Dottermasse, ebenso wie dies z. B. bei den Vögeln der Fall ist. Beim Frosch liegt die Dottermasse, welche verhältnissmässig ebenso überflüssig wie bei den meisten Salzwasserteleostiern ist, in dem Körper der Larve selbst und bildet hier die Anlage des Darms und seiner Anhangsorgane. Diese eigenthümliche Stellung giebt natürlich den Ursprung zu Verschiedenheiten in der allgemeinen Entwicklungsgeschichte ab, da auf diese Weise die Larve aus Zellen entsteht, die zu sehr verschiedenen ontogenetischen Entwicklungsstadien gehören. Da nämlich die Dotterfurchung viel langsamer vor sich geht als die Furchung des protoplasmatischen Poles, so befinden sich die Dotterzellen in Folge dessen eigentlich in einem mehr ursprünglichen, weniger entwickelten Zustand als die Zellen der anderen Theile der Larve. Man kann sagen, dass die Dottermasse erst mit dem Furchungsprocess fertig ist, wenn die übrigen Theil der Larve sich schon in dem Stadium der Organbildung befinden.

In demjenigen Stadium, welches auf die Bildung der Medullarfalten und die Anlage des Mesoderms folgt, ist eine grosse Masse Dotterzellen vorhanden, die in ihrer histologischen Structur, in ihrer optischen Erscheinung scheinbar noch undifferencirt sind; aber sie befinden sich natürlich in verschiedenen Stellungen, die bedingt sind durch ihre Verhältnisse zu den übrigen Zellen der Larve. So sind sie auf der einen Seite von der erweiterten Mundhöhle begrenzt, auf der ventralen Seite von einer doppelten Schicht von Mesoderm und Ectoderm, auf der dorsalen Seite von Darmkanal, Chorda und Nervenrohr. In Folge dessen muss man zugeben, dass bestimmte Gruppen von Dotterzellen für die Entwicklung von bestimmten Organen des schon weiter entwickelten Larvenkörpers vorherbestimmt sind. Und auch die Entwicklungsgeschichte der ersten Anlagen der Darmanhangsorgane, wie ich sie beschrieben habe, ist ein Beweis für die Richtigkeit dieser Betrachtungen. Die verschiedenen Dotterzellen haben eben so sicher eine vorher bestimmte Verrichtung, wie die Zellen der späteren Furchungsstadien bei vielen wirbellosen Thieren.

Die grosse Anzahl von Zellen beim Frosch macht es natürlich unmöglich, jeder Zelle eine bestimmte Verrichtung zuzuschreiben; man kann aber bei einem ziemlich frühen Entwicklungsstadium mit vollständiger Sicherheit von bestimmten Zellengruppen sagen: Diese Zellen müssen die Leberanlage bilden, — diese die Lungenanlage, — diese endlich die Pancreasanlage, weil wir wissen, dass eben durch ihre Stellung bestimmte Dotterzellengruppen sich nur und ausschliesslich zu den erwähnten Organanlagen entwickeln können. Alles das ist auch nur eine neue Bestätigung der Hertwig'schen (92) Theorie: „Die Theile eines Organismus entwickeln sich in Beziehung zu einander, oder die Entwickelung eines Theiles ist abhängig von der Entwicklung des Ganzen.“ Man kann diese Eigenthümlichkeit der Dotterzellen auch mit den Worten von Driesch (91) characterisiren, welcher sagt: „ihre prospective Bedeutung ist eine Function des Ortes.“

Nun könnte man fragen, zu welcher Zeit in der Ontogenie des Frosches tritt jenes Entwicklungsstadium ein, in welchem diese Zellgruppen der allgemeinen Dottermasse diejenigen specifischen Eigenthümlichkeiten bekommen, welche sie zur Bildung der verschiedenen schon beschriebenen Organanlagen bestimmen? Muss man annehmen, dass jede Zelle der Dottermasse durch die ihr innewohnenden Eigenthümlichkeiten zu dem oder dem Organ sich entwickelt? Wird eine bestimmte Zelle infolge ihrer eigenthümlichen Natur zu der Anlage der Leber oder des Pancreas u. s. w. sich entwickeln, oder liegt es nur an ihrer Stellung in der allgemeinen Dottermasse und an ihren dadurch bedingten Verhältnissen zu den übrigen Theilen des Körpers der Larve, dass sie sich nur nach einer bestimmten Richtung hin zu entwickeln vermag? Diese Frage scheint in das Gebiet der reinen Speculation zu gehören; wir werden aber etwas Aufklärung darüber erhalten, glaube ich, wenn wir auf frühere Entwicklungsstadien zurückgehen und sie von einem vergleichenden Standpunkte aus betrachten.

In dem Falle, wo die Eier eine mehr oder weniger äquale, hololecithale Furchung haben, kann man durch eine mechanische Scheidung der Blastomeren vollständige Embryonen aus nur einem Theile der ursprünglichen befruchteten Zelle erhalten. Man darf aber sagen: je kleiner die durch die Furchung entstandenen Zelleneinheiten sind, desto geringer ist in der Regel die Mög-

lichkeit, vollständige Larven zu bekommen. Es liegt dies keineswegs an der Kleinheit der Zelleinheiten selbst, — kann man doch eine vollständige Larve aus nur einer Blastomere eines in dem zwei- oder vierzelligen Stadium befindlichen Embryo bekommen; es liegt vielmehr augenscheinlich daran, dass durch jede weitere Furchung auch die Differencirung der Blastomeren fortschreitet, so dass jede Zelle eine mehr oder weniger bestimmte Verrichtung in den Anlagen der zukünftigen Organe des Thieres zuertheilt bekommt. Roux (93) erklärt, dass es in der Zelle selbst eine Differencirung gebe; er sagt: „Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke beginnt somit erst mit der Furchung eine feste Bedeutung zu erhalten; und diese seine causale und topographische Bedeutung wird mit dem Fortschreiten der Furchung eine immer speciellere.“ Wilson (93) in seiner Beschreibung von Amphioxus hat eine wahrscheinlichere Theorie aufgestellt:

„There is no escape from the conclusion that in Amphioxus as in Echinus, the prospective value of the blastomeres of the 2-celled or 4-celled stage is a „function of the location.“ It is a statement not of theory but of fact that the mode of development of each blastomere in these stages is determined by its relation to its fellows, for the mode of development immediately changes, if the blastomere be isolated.“

Die Differencirung der verschiedenen Zellen des Embryo tritt bei verschiedenen Thieren auf verschiedenen Entwicklungsstadien ein; zuweilen erscheint sie sehr früh, wie z. B. in der Ontogenie vieler wirbellosen Thiere.

Auch beim Frosch tritt diese Differencirung ziemlich frühzeitig ein, z. B. in dem die Darmanhangsorgane betreffenden Falle. Man kann sagen, dass schon im Gastrulastadium bestimmte Gruppen von Dotterzellen für eine gewisse Verrichtung in den Darmanhangsorganen vorher bestimmt sind. So haben wir ja auch z. B., wenn wir die Stellung des Urmundes und die Richtung des Urdarmkanals kennen, eine vollständige Orientirung für das gefurchte Ei. Wir kennen die relativen Stellungen von Mund und After und die Richtung des Darmkanals. Die Masse von Dotterzellen nun am vordersten Ende des Urdarmkanals muss die Leberanlage bilden, die auf beiden Seiten die Lungenanlage, die weiter hinten gelegene die Anlage von Pancreas und Enddarm.

Doch ist es nicht wahrscheinlich, dass auf einem so frühen Stadium, wie die Gastrula es darstellt, die Differencirung so weit vorgeschritten ist, dass jede einzelne Zelle der Dottermasse schon einen eigenthümlichen Character bekommen hat, welcher sie zwingt, einen Theil eines bestimmten Organs zu bilden; zwar dass sie zu einem bestimmten Organ sich entwickeln wird, wissen wir genau, weil sie einmal eine derartige Stellung in dem Embryo innehat, dass es unmöglich wäre für sie, sich normalerweise in irgend ein anderes Organ zu entwickeln. Wir können uns einen empirischen Versuch vorstellen um zu untersuchen, auf welchem Entwicklungsstadium die Differencirung schon so weit vorgeschritten ist, dass die einzelnen Zellen bereits den Character ihres zukünftigen Organs angenommen haben. Z. B. könnte man diejenigen Zellen eines Embryo, welche die Anlage der Leber bilden sollen, in die allgemeine Dottermasse eines anderen Embryo irgend wo einführen, und ihre spätere Entwicklung betrachten. Wenn sie, wo auch immer eingeführt, zur Leber sich entwickeln, ist es wahrscheinlich, dass sie schon soweit differencirt waren, um wie Leberzellen betrachtet werden zu können. Jedenfalls aber wären die Betrachtungen, die man aus einem solchen Versuche schöpfen könnte, immerhin von zweifelhaftem Werth, da jene künstlich herbeigeführten Verhältnisse doch sehr abnorm wären.

Wilson (93) hat diesen Punkt so klargelegt, dass ich seine Betrachtungen citiren möchte. Er sagt:

„As the ontogeny advances, the idioplasm of the cells undergoes gradual and progressive physiological modifications (brought about by the interaction of the various parts of the embryo) without, however, anywhere losing any of its elements. The isolation of a blastomere restores it in a measure to the condition of the original ovum and the idioplasm, therefore, tends to return to the condition of the original germ-plasm and thus to cause a repetition of the development from the beginning. The manner in which the blastomere responds to this change of environment depends, however, upon two conditions; first, upon the extent to which its idioplasm has become modified; second (as Driesch has suggested) upon new mechanical conditions due to the diminution of size or change of form, such as greater surface-tensions caused by diminished radius of curvature, and the like. . . .

The differentiated germ-layers of later stages lose in general their power to regenerate the other germ-layers. The specialization of the idioplasm, like that of the cell as a whole, appears to be a cumulative process that results in a more and more fixed mode of action. Hence its gradual loss of power to return under changed conditions to the state of original germ-plasm, though it may contain all the elements of germ-plasm. The independent, self-determining power of the cell („Selbstdifferenzirung“ of Roux), therefore, steadily increases as the cleavage advances. In other words; the ontogeny assumes more and more the character of a mosaic-work as it goes forward. In the earlier stages the morphological value of a cell may be determined by its location. In later stages this is less strictly true and in the end the cell may become more or less completly independent of its location, its substance having become finally and permanently changed.“

Es ist ja wahr, dass bei dem erwachsenen Organismus und auch bei späteren Entwicklungsstadien die Zellen einen so entschiedenen Character angenommen haben, dass sie keinen anderen als den ihres speciellen Organs mehr annehmen können. Und doch sind sie auf früheren Stadien in ihrer Entwicklung abhängig gewesen von ihrem Verhältniss zu den umgebenden Zellen und von ihrer allgemeinen Stellung im Embryo, wie Wilson hervorhebt. Es ist das nur eine Wiederholung der Hertwig'schen (92) Theorie:

„In Folge der Continuität der Entwicklung muss ja natürlicherweise jede ältere Zellengruppe sich auf eine vorausgegangene jüngere Gruppe und so schliesslich bestimmte Körpertheile auf bestimmte Furchungszellen zurückführen lassen.“

Und dies führt ihn zu seiner Vorstellung von den früheren Furchungsstadien, wo er speziell vom Frosche sagt:

„Nach meiner Auffassung enthält daher jede der beiden ersten Furchungszellen nicht nur die differenzirenden und gestaltenden Kräfte für eine Körperhälfte, sondern für den ganzen Organismus, und nur dadurch entwickelt sich normalerweise die linke Furchungszelle zur linken Körperhälfte, dass sie zu einer rechten Furchungszelle in Beziehung gesetzt ist.“

Zum Schluss nun möchte ich meine theoretischen Betrachtungen kurz folgendermaassen zusammenfassen: Die in dem Körper der Larve eingeschlossene Dottermasse, deren Zellen einem

früheren Entwicklungsstadium entsprechen als die übrigen Zellen des embryonalen Körpers, lässt sehr früh eine Differenzirung in Zellgruppen erkennen, welche theils durch ihre Stellung in der Dottermasse selbst, theils durch ihre Verhältnisse zu den übrigen Larvenorganen für die Bildung bestimmter Organe des ausgebildeten Körpers praedestinirt sind. Theoretisch ist anzunehmen, dass schon im Gastrulastadium durch ihre Stellung gewisse Zellgruppen zur Bildung gewisser Organe vorherbestimmt sind.

Berlin, 13. August 1895.

Literatur-Verzeichniss.

Balfour, F. M., 77. The Developement of Elasmobranch dishes. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XI, 18 p.

Derselbe, 81. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Band 2. X und 741 p. Jena.

Driesch, H., 91. Entwicklungsmechanische Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Band LIII. p. 160—184.

Felix, W., 92. Zur Leber- und Pancreasentwicklung. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. p. 281—323. Taf. XVI—XVIII.

Göppert, E., 91. Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pancreas der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVII, p. 100—122, Taf. VII.

Derselbe, 93. Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier. Morph. Jahrb. Band XX, p. 90—111, 6 Figuren im Text.

Götte, A., 67. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. VI und 82 p. Taf. I—V. Tübingen.

Derselbe, 75. Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). 964 p. Taf. I—XXII. Leipzig.

Hamburger, O., 92. Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anat. Anz. VII, p. 707—711.

Hammar, J. A., 93. Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren embryonalen Leberentwicklung. Nova Acta Reg. Soc. sc. Upsal., Ser. III. 34 p. Taf. I—II.

Hertwig, O., 92. Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. Band 39, p. 353—503, Taf. XVI—XX.

Derselbe, 93. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 4. Auflage. XIV und 590 p., 362 Textabbildungen, 2 Taf. Jena.

Janošik, J., 95. Le pancréas et la rate. Bibliogr. anatom. III. année, No. 2, p. 68—73, 1 Pl.

Laguesse, E., 89. Développement du pancréas chez les poissons osseux. Compt. rend. hebd. de la soc. de biol. Année 1886, sér. 9. Tome 1, p. 342—343.

Robinson, A. and Assheton, R., 91. The Formation and Tate of the Primitive Streak, with Observations on the Archenteron and Germinal Layers of Rana temporaria. Quart. Journ. Micr. Scr., Vol. 32, N. S., p. 451—504, Pls. XXXIV—XXXV.

Roux, W., 93. Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo; VII. Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte, Abth. 1, Heft II, p. 277—333.

Stöhr, P., 93. Die Entwicklung von Leber und Pankreas der Forelle. Anat. Anz. VIII, pp. 205—208.

Wilson, E. B., 93. Amphioxus and the Mosaic Theory of Development. Journ. of Morph., Vol. 8, p. 579—638. Pls. XXIX—XXXVIII.

Abkürzungen.

af = After.
ao = Aorta.
blg = Blutgefäss.
coel = Coelom.
ch = Chorda.
da = Darmanlage.
dz = Dotterzellen.
ect = Ectoderm.
ent = Entoderm.
gh = Gehirn.
gk = Gefässknäuel der Urniere.
ha = Herzanlage.
k = Kiemen.
lb = Leberanlage.
lg = Lungenanlage.
mes = Mesoderm.
mh = Mundhöhle.
nr = Nervenrohr.
pa = Pancreasanlage.
som = Somatopleure.
spl = Splanchnopleure.
ss = Saugscheibe.
sub.ch = Subchordaler Strang.
un = Urniere.
uw = Urwirbel.

Erklärung der Tafeln XXXII und XXXIII.

Alle Figuren sind nach 10 μ dicken Schnitten von Rana temporaria-Larven in 50facher Linear-Vergrösserung gezeichnet; sie waren ungefärbt mit Ausnahme der in Figuren 9, 10 und 11 abgebildeten Schnitte, welche mit Meyer's HCl-Carmin gefärbt sind. Alle Zeichnungen sind mit Hülfe des Zeiss'schen Zeichnungsapparat angefertigt. Die Larven waren ungefähr 3 bis 7 mm lang.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch eine junge Larve mit drei Urwirbeln. Eine Afteröffnung ist vorhanden, aber keine Mundöffnung. Pigment-Niederschlag in den vorderen Dotterzellen.

Fig. 2. Auch ein Sagittalschnitt, der in diesem Falle durch die Spalte, welche die erste Anlage der Leber bildet, hindurchgeht. Der

Schnitt geht nicht durch die Afteröffnung, die aber vorhanden ist.

Fig. 3. Transversalschnitt durch eine Larve, die etwas älter ist als die vorhergehende. Die Leberspalte reicht vom Darmkanal bis beinahe zur ventralen Grenze der Dotterzellen.

Fig. 4. Transversalschnitt durch eine ältere Larve, dicht hinter der Herzanlage. Auf der ventralen Seite ist eine solide Masse von Dotterzellen, welche der Leberanlage entspricht. Dorsal steht die Lungenanlage in Verbindung mit dem Darmkanal.

Fig. 5. Ein Schnitt weiter hinten durch dieselbe Larve. Hier ist die Lungenanlage deutlicher als bei der vorigen, und in der Leberanlage befindet sich ein Hohlraum, der vordere Lebergang.

Fig. 6. Dieser Schnitt stammt auch von derselben Larve wie die in Figuren 4 und 5 abgebildeten und entspricht derselben Stellung wie Figur 3. Auf der linken Seite sieht man im ventralen Theil die Dotterzellen, die Leberanlage, etwas mehr dorsal die Lungenanlage und endlich die Anlage des Darmkanals.

Fig. 7. Diese Figur stellt einen Schnitt dar durch eine Larve auf demselben Entwicklungsstadium wie Figur 6; aber er liegt weiter nach hinten. Im ventralen Theil der Dottermasse ist der caudale Lebergang und im dorsalen Theil der Darmkanal getroffen.

Fig. 8. Dieser Schnitt geht noch weiter nach hinten hindurch und zeigt in der Dottermasse nur eine Oeffnung, diejenige des Darmkanals. In dieser Gegend trifft man die erste Anlage des Pancreas, die sich später ausbildet.

Fig. 9. Dieser Schnitt stammt von einer viel älteren Larve. Auf der linken ventralen Seite der Figur sieht man die Leberanlage, und zwischen dieser und dem Darmkanal die linke Pancreasanlage. Auf diesem Schnitte trifft man auch den hinteren Theil der Lungenanlagen, welche auf beiden Seiten des vorderen Theils vom Darmkanal liegen, eine solide Masse von Dotterzellen von splanchnischen Mesodermzellen umgeben.

Fig. 10. Diese stellt einen Schnitt vor weiter hinten durch dieselbe Larve, wie die in Figur 9 abgebildete. Er zeigt ein Theil der noch undifferenzirten Dotterzellen und in enger Verbindung mit diesen und dem Darmkanal erscheint hier die rechte Pancreasanlage. Ein kleiner Hohlraum liegt in dieser Zellenmasse, welcher mit dem Hohlraum des Darmkanals in Verbindung steht, wie man an anderen Schnitten sehen kann.

Fig. 11. Ein Schnitt noch weiter nach hinten durch dieselbe Larve, wie die in den zwei vorhergehenden Figuren abgebildete, welcher die dorsale Pancreasanlage zeigt. Sie stellt sich dar wie eine solide, von der Dottermasse abgeschnürte Zell-

masse, welche in keiner röhrenförmigen Verbindung mit dem Darmkanal steht.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch eine Larve, die etwas jünger ist als die in Figur 7 abgebildete. Hier ist die erste Anlage des hinteren Leberganges zu sehen.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch eine Larve von demselben Alter als die in Figuren 4 bis 6 abgebildeten. Die vordere Ausstülpung der Leberwand ist deutlich. Eine Mundöffnung ist nicht vorhanden.

(Aus dem II. anatomischen Institut zu Berlin.)

Ueber die Bedeutung der cirkulären Furche in der Entwicklung der Schultze'schen Doppelbildungen von Rana fusca.

(Ein Beitrag zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte.)

Von

Georg Wetzel.

Hierzu Tafel XXXIV und 5 Figuren im Text.

Oskar Schultze's berühmte Entdeckung der Bedingungen künstlicher Mehrfachbildung im Batrachierei hat uns, indem sie eine Frage löste, zugleich vor eine ganze Reihe anderer gestellt, die in den seither erschienenen Schriften vielfache Erörterung gefunden haben. Der Entdecker selbst, wie auch Roux, O. Hertwig u. a. haben die neuen Thatsachen zur Beleuchtung grundlegender Principien der organischen Entwicklung verwandt. Was die weitere Erörterung des Gegenstandes an sich betrifft, so hat es sich, wie natürlich, in erster Linie um die Ursachen der doppelten Differenzirung gehandelt. Da nun die eigentliche Ursache schon in den Versuchsbedingungen gegeben ist, so heisst ihre Auffindung in diesem Falle die Verfolgung der Veränderun-

gen rückwärts, aus deren Existenz nach unsern Kenntnissen von der einfachen normalen Entwicklung eine mehrfache mit Nothwendigkeit folgen muss. Die Aufgabe wäre vollkommen gelöst, wenn die letzte in dieser Richtung auffindbare Veränderung sich zugleich erwiese als unmittelbare Folge der Versuchsbedingungen. Vorliegende Zeilen können nicht beanspruchen, den bezeichneten Weg experimentell und unter Leitung von Präparaten bis ans Ende zu verfolgen, ihre Aufgabe beschränkt sich im wesentlichen auf die Untersuchung des eigenthümlichen cirkulären Spaltes, der während der Gastrulationszeit als sicherer Vorbote einer vollkommenen Doppelbildung auftritt, und auf eine Besprechung der Ursachen dieser Erscheinungen.

Zum Ausgangspunkt wählen wir eine Doppelbildung, die von Schultze beschrieben ist und die in sehr engen Beziehungen steht zu dem Fall, der unter den mir vorliegenden zur Erläuterung der fraglichen Verhältnisse am besten sich eignet. Bei jener Form „fand sich von vornherein ein das ganze Ei umgreifender, symmetrisch theilender cirkulärer Spalt. Dieser erhielt sich bis zum Auftreten der Medullarwülste; er wurde auf der oberen und unteren Eihälfte direct zur Medullarrinne, die von den kopfwärts wulstig verdickten Medullarwülsten umgeben wurde“. Bei der Ansicht von oben gehen „in der zwischen den beiden dreieckig erscheinenden Gehirnwülsten gelegenen elliptischen Vertiefung von rechts und von links her die beiden Medullarfurchen in einander über. . . . Da die Ebene der cirkulär herumgehenden Furche, welche direct zur Medullarfurche der beiden ventral vollkommen verwachsenen Individuen wird, identisch mit der ersten Furchungsebene ist, so ergiebt sich ohne weiteres, dass in diesem Falle jede der beiden ersten Furchungszellen zwei halbe Embryonalanlagen hervorgebracht hat, die aber, obwohl sie eine rechte und eine linke Hälfte darstellen, nicht mit einander zu einer Anlage verwachsen, sondern sich wechselseitig vereinigen“ [1]).

Die Textfiguren 1 und 2 sind schematische Nachbildungen der Schultze'schen Figuren. Figur 1 zeigt den Embryo von

---

1) O. Schultze, Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hülfe abnormer Gravitationswirkung. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. I, S. 283.

oben, Figur 2 von einer Seite; die Reproduktion der andern Seite ist unterblieben, da beide Seiten einander im wesentlichen gleichen. Die Linie *AB* bezeichnet auf Abbildung 1 die Trennungsebene beider Anlagen.

Die aus meinem Vorrath ausgewählte Doppelbildung ist in Fig. 1 und 2 der Tafel abgebildet. Sie wurde nach Schultze's Vorschriften erzielt, dessen Versuchsbedingungen ich nicht variirt habe. Ich verweise in dieser Hinsicht auf seine Abhandlung und setze seine Methode als bekannt voraus.

Vergleicht man nun beide Embryonen, so springt ihre Aehnlichkeit sofort ins Auge. Auf Figur 2 der Tafel, die den einen zugleich von oben und von einer Seite gesehen darstellt, wie auch auf 1, die die andere Seite wiedergiebt, sind zwei deutlich begrenzte

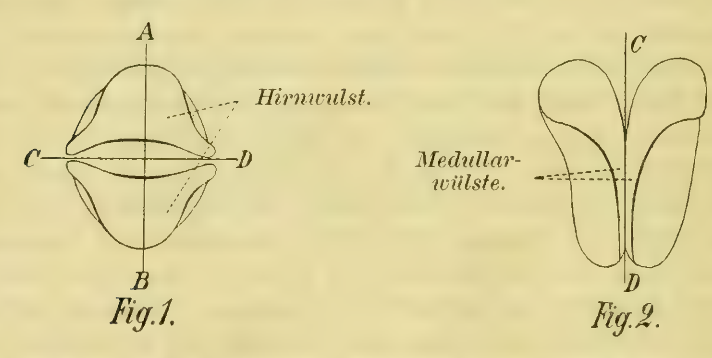


Fig. 1. Fig. 2.

Kopfhöcker zu erkennen. Sehr deutlich lässt sich auf der rechten Hälfte der Figur 2 der Uebergang des Medullarwulstes r_1 in den entsprechenden Hirnwulst verfolgen. Weniger deutlich sind die Verhältnisse links. Zwischen den Medullarwülsten r_1 und l_2 liegt ein ziemlich breiter Zwischenraum. Den Uebergang der Hirnwülste in die beiden Medullarwülste der andern Seite r_2 und l_1 sieht man auf Fig. 1. Es gehen also l_1 und r_1 in denselben Wulst über und ebenso l_2 und r_2 in den andern. Das Stadium auf Abbildung 1 ist etwa 2 Stunden früher gezeichnet als das auf 2. Auch hier sind die Rückenwülste l_1 und r_2 weit von einander getrennt.

Gliche dieser Embryo dem Schultze'schen vollkommen, so verwüchsen auf der einen Seite l_2 und r_1 zu einem Medullarrohr und die flache Furche zwischen beiden entspräche der Primitivrinne; das entsprechende fände auf der andern Seite

statt. Es gäbe alsdann zwei ventral verwachsene Individuen, deren ideale Trennungsfläche parallel zur Ebene der Tafel ginge und auf der Textfigur 1 durch die Linie *AB* bezeichnet wäre. Dass diese Verhältnisse nicht vorliegen, darauf weisen schon bei der Oberflächenbetrachtung einige Punkte hin, nämlich die weite Entfernung der Rückenwülste von einander und die Beschaffenheit des zwischen ihnen liegenden Materiales (Fig. 1). Dies Material müsste die Primitivrinne enthalten und dann vollkommen eben sein, gleicht aber vielmehr einer etwas zerklüfteten, gleichsam hervorquellenden Dottermasse. Daher dürfte r_1 nicht mit l_2 und r_2 nicht mit l_1 zusammengehören, sondern vielmehr r_1 zu l_1 und r_2 zu l_2, welche Paare auch in denselben Hirnwulst übergehen. Kopfwärts nähert sich dagegen r_1 an l_2 und r_2 an l_1, indessen zeigen die gleich zu betrachtenden Querschnitte, dass gerade hier am allerwenigsten von Verwachsung gesprochen werden darf.

Das Object wurde auf der Entwicklungsstufe der Figur 2 conservirt und quer geschnitten. Die Zeichnungen der Schnitte (3—10) sind schematisch gehalten. Chorda und äusseres Keimblatt sind in einer ihrem natürlichen Aussehen ungefähr entsprechenden Manier gekennzeichnet, die Medullarwülste sind dunkel, das innere Keimblatt hell schattirt, das mittlere ist einfach umrissen ohne Schattirung.

Einen Schnitt an der Grenze des vordern und mittlern Drittels zeigt Figur 5. Man glaubt einen Schnitt durch zwei vollkommen getrennte Embryonen zu sehen, die ihre Rückenseiten einander zukehren. Jeder hat eine Medullarplatte, Chorda, inneres Keimblatt mit Darmhöhle, äusseres und mittleres Keimblatt, alles in typischer Weise ausgebildet. Ein Unterschied zwischen beiden zeigt sich darin, dass bei dem oberen Embryo (linker der Figur 2, rechter von 1) die Medullarfalten schon bedeutend erhoben sind und sich augenscheinlich ihrem Schlusse nähern, während die Medullarfurche des untern noch flach ist und ihre Ränder, vermuthlich durch die Gegenwart des andern Zwillings behindert, nur eine mässige Erhebung erfahren haben.

Verfolgen wir nun die Serie zunächst nach dem Kopfe zu, so treffen wir nach einer Weile den in Figur 4 dargestellten Zustand. Der obere Zwilling zeigt noch im wesentlichen die Verhältnisse von vorhin, nur sind die Medullarfalten einander

noch stärker genähert. Wesentlichere Veränderungen weist der untere auf: die Chorda fehlt, ein Zeichen, dass wir uns schon in der Gehirnregion, und zwar oberhalb der Gegend der spätern Kopfbeuge, befinden; das Medullarrohr versucht sich wenigstens links zu schliessen; eine Kopfdarmhöhle ist nicht aufzufinden.

Nach weitern zwei Schnitten (Fig. 3) befinden wir uns auch im obern Zwilling jenseits der Kopfbeuge, wie das Fehlen der Chorda anzeigt, ferner ist hier der Schluss des Medullarrohres noch weiter vorgerückt, die beiden Falten berühren sich fast. Der untere zeigt jetzt gleichfalls einen deutlichen Ansatz zum Schluss der Rückenplatte. Von einer Differenzirung des Kopfhöckers, einer etwaigen Bildung von Augenblasen, Gehörgrübchen, Saugscheibe u. s. w. ist noch nichts zu erkennen. Eine auf Figur 3 bei x sichtbare Verdickung des Ektoderms deutet vielleicht den Beginn der Saugscheibe an.

In der oralen Hälfte des Doppelembryos gehören somit Medullarwulst r_1 und l_1, sowie r_2 und l_2 zusammen und bilden je eine Medullarplatte, die beiden Platten und ebenso also die beiden Zwillinge sind hier vollständig von einander geschieden. Ihre Urmundfurchen, von aussen nicht sichtbar, zeigen sich auf der Serie im Querschnitt.

Weit eigenartigere Verhältnisse treffen wir, wenn wir die Reihe kaudalwärts verfolgen. Studiren wir zunächst den untern Embryo in den der Schnittfolge von vorn nach hinten entsprechenden Abbildungen 6 bis 10. Da sehen wir auf Figur 6 die Medullarplatte flach ausgebreitet, die Chorda davor nach beiden Seiten ausgezogen und in der Mitte eingeschnürt. Auf Figur 7 finden wir beide Organe durch eine dem Entoderm angehörige Masse grosser dotterreicher Zellen in zwei Hälften geschieden. Die Entfernung beider Theile wächst auf den folgenden Schnitten, bis schliesslich eine breite Masse zwischen ihnen liegt. Die Darmhöhle ist dabei anfangs noch vorhanden, sie communicirt als ein Spalt nach aussen und zwar am längsten auf der linken Seite des Embryos. Auf Figur 10 ist sie vollkommen verschwunden.

Entsprechende Veränderungen lassen sich an dem andern Zwilling constatiren. Leider ist hier bei der Einbettung die Region, die dem rechten Medullarwulst entspricht, beschädigt worden, so dass nicht mit Sicherheit zu sagen ist, ob er bis unten hin vorhanden war oder nicht. Aus den noch vorhandenen

Resten lässt sich auch hier eine symmetrische Ausbildung der Larve wahrscheinlich machen. Figur 7 zeigt die Chorda noch ungetheilt, während das Rückenmark schon getrennt ist, seine Zellreste rechts sind noch deutlich als Medullarzellen zu erkennen (Fig. 7x), so dass also wohl auch diese Hälfte einen beträchtlichen Antheil an Rückenmark erhalten hat. Auf Figur 8 sieht man den Chordaquerschnitt ähnlich wie auf Figur 6 in die Quere ausgezogen und in der Mitte verengt. Auf dem nächsten Schnitt (9) ist rechts nichts sicheres mehr zu erkennen und daher diese ganze Stelle sowohl hier wie auf der folgenden Zeichnung fortgelassen worden. Links gleichen die Schnitte genau denen des andern Embryos.

Es handelt sich also bei beiden um eine Spaltung der vorn einfachen Anlage in ihrem hinteren Bereich, um das, was Oscar Hertwig als Spina bifida und was Roux als Asyntaxia medullaris bezeichnet hat. Die Gabelungsstelle, durch die quer ausgezogene Chorda kenntlich, liegt etwas nach vorn von der Körpermitte.

Während die Rückenwülste, die vorn eine Platte bilden, nach hinten weit auseinandergedrängt werden, verwachsen sie darum doch nicht wechselseitig, sondern es ist auf der ganzen Reihe der Schnitte ebenso wenig als bei äusserer Betrachtung eine Annäherung etwa von r_1 an l_2 zu beobachten. Mithin scheidet die Rinne zwischen beiden Wülsten auf Figur 1 und 2, weit entfernt Medullarfurche zu werden, vielmehr die beiden Embryonen der Duplicitas; ihre Trennungsebene ist durch sie bestimmt und auf Textfigur 1 nicht in AB, wie in Schultze's Fall, sondern auf Figur 1 und 2 in CD projicirt zu denken.

Die sonst bei Spina bifida zwischen den Medullarwülsten hervorquellende Dottermasse, welche die Spaltung bedingt, ist hier ersetzt durch einen ganzen Embryo, jeder von beiden Embryonen ist sozusagen der Dotterpfropf des andern. Oder noch einfacher kann man sich das Verhältniss klar machen, wenn man sich zwei Spinae bifidae, die einander den Rücken zukehren, mit ihren vorquellenden Dottermassen auf einander geheilt denkt. Diese Masse, die zwischen den Rückenwülsten der einen Larve hervortritt, um zwischen denen der andern zu verschwinden, ist das Bindeglied des Zwillingspaares.

Wie sind diese Zwillinge entstanden? Sie kehren einander

den Rücken zu und ihre Rückenflächen sind zum Theil mit einander verwachsen. Da die Urmundeinstülpung nun am spätern Kopfende beginnt und von da an der Rückenfläche entlang kaudal fortschreitet, so müssen hier zwei sich gegenüber liegende Einstülpungen symmetrisch zu einander im Innern des ganzen Eies verlaufen sein, und zwar in einer Führungslinie, die inmitten des Eies gelegen ist, sozusagen seine Axe bildet. Sie ist in Textfigur 1 durch den Punkt *M* gehend zu denken. Ausserdem aber können die Einstülpungen nicht ganz ungestört verlaufen sein, sondern müssen eine sie hindernde Dottermasse getroffen haben, die zur Bildung der Spina bifida Veranlassung gab.

Die äussere Beobachtung der Entwicklung des fraglichen Eies ergab folgendes. Um dieselbe Zeit, um die bei nicht gedrehten Eiern die Einstülpung des Urmundes zu beginnen pflegt, entstand am Rande des durch die Zwangslage dauernd nach oben gedrehten weissen Feldes eine meridionale Furche. Sie breitete sich nach abwärts über den Aequator hinaus auf die Unterseite und in entgegengesetzter Richtung auf die Oberseite hin weiter aus. Dabei liefen ihre anfangs einfach aufhörenden Enden bald gablig in zwei seichte, in spitzem Winkel auseinandergehende Furchen aus (Fig. 15 [Oberseite] u. 16 [Unterseite]). Die erhabenen Aussenränder dieser Furchen erhoben sich allmählich höher und näherten sich gegenseitig, bis der flache Raum zwischen ihnen allmählich verschwand und eine schmale Rinne als Fortsetzung des Spaltes an seine Stelle trat. Während dieser dadurch weiter über das Ei hinaus einfach wurde, griffen wiederum auch die flachen Gabelfurchen weiter (vgl. Fig. 15 mit 17 und 16 mit 18). So ging es fort, bis die Gabelfurchen auf der dem Beginn der Furchung gegenüberliegenden Seite sich trafen und vereinigten. Ihre wallartigen Ränder umgrenzten nun beiderseits ein längliches Feld (Fig. 19), welches allmählich verschwand, da seine Aussenränder unter wachsender Erhebung sich näherten und sich aneinander legten. Damit war eine einzige tiefe, den ganzen Meridian einnehmende Kreisfurche entstanden. Die auf der ursprünglich vegetativen Seite des Eies in der Gabel liegende weisse Dottersubstanz wird, wie Schultze bemerkt, gleichsam in den Spalt hineingezogen, bis sie bei seinem Fortschreiten bald ganz verschwindet. Zu beiden Seiten des Spaltes entstanden die

4 Medullarwülste, und die auf Figur 1 und 2 sichtbare Furche bezeichnet noch seinen frühern Ort.

Nach diesen Beobachtungen vermuthet man zwar schon, dass der Wall rechts vom Spalt den einen Urmundrand und der links den des andern Embryo andeutet. Jedoch ist zur sichern Bestätigung dieses Verhaltens die Schnittuntersuchung eines andern Eies nothwendig, das eine in der geschilderten Weise entstandene Ringfurche besitzt und dessen Studium daher das des ersten ersetzen kann. Es wurde conservirt, nachdem der Spalt etwa drei Viertel der Peripherie umgriffen hatte. Die Schnitte wurden senkrecht zum Spalt und zwar zu seiner mittelsten Strecke gelegt.

Zwei Schnitte durch diese Strecke zeigen Figur 11 und 12. Figur 11 zeigt einen Spalt (*c*), der sich nach rechts und links in je einen kleinen Hohlraum fortsetzt. Die beiden durch den Spalt und seine beiden seitlichen Fortsetzungen gebildeten Lippen sind einander gleich und ziemlich symmetrisch. Auf Figur 12 zeigen sie ein abweichendes Verhalten. Die linke schiebt sich über die rechte hinüber, während diese sich gegen die Dotterzellenmasse, die den gemeinsamen Boden des doppelten Spaltes bildet, gleichsam anstemmt.

Diese beiden Schnitte bestätigen schon die gehegte Ansicht. Die beiden Höhlen *a* und *b* sind als Gastrulahöhlen aufzufassen, die linke und rechte Lippe sind Schnitte durch zwei, verschiedenen Embryonen angehörige Einstülpungsränder und zwar stellen sie dorsale Lippen vor, während von der Bildung einer ventralen Lippe nichts zu sehen ist. Durch die mächtige Masse dotterreicher Zellen in der Mitte des Eies ist der Process in seiner Entwicklung bedeutend gehindert worden, daher die auffallend geringe Grösse der Gastrulahöhlen. Betrachten wir zunächst noch einige weitere Schnitte. Die Verschiedenheit zwischen beiden Lippen wächst, wenn wir uns nach beiden Seiten weiter von der Mitte entfernen. Der nach der einen Seite gelegene Schnitt (Figur 13) zeigt im Gegensatz zu Figur 12 die linke Lippe in besserer Ausbildung als die rechte. Sie zeigt auf ihrer Oberfläche dicht vor dem Spalt eine Knickung, die, wie es scheint, einer Schwierigkeit der Einstülpung und deren Behinderung durch die andere Lippe ihr Dasein verdankt. Diese Knickung erscheint, da sie nicht auf einen Punkt beschränkt, bei der Oberflächenbe-

trachtung als Furche neben und parallel der Hauptfurche. Diese Nebenfurchen treten am stärksten an Eiern auf, bei denen die Einstülpung sehr unregelmässig ist und ihr grosse Schwierigkeiten entgegenstehen, und sie erschwert nebst sonstigen unregelmässigen Faltungen der Oberfläche oft bedeutend die an sich schon schwierige Beobachtung und Deutung der Objecte während des Entwicklungsverlaufes. — Nach der entgegengesetzten Seite liegt der Schnitt Figur 14. Er zeigt ein starkes Ueberwiegen der rechten Urmundslippe. Diese nimmt mit dem ihr zukommenden übrigen Zellmaterial wenigstens zwei Drittel des ganzen Querschnitts ein. Die linke Lippe dagegen ist klein und schmal. Ihr Uebergreifen auf die andere Seite des Eies ist als eine beginnende Einstülpung sichtbar. Diese Stelle ist ein Schnitt durch eine der durch die Gablung entstandenen seichten Furchen. Die kleinen Einfaltungen auf Figur 12 und 13 sind dagegen, wie der genaue Vergleich mit einer von der Oberfläche gemachten Zeichnung ergiebt, als mit dem eigentlichen Spalt nicht zusammenhängende Anomalien zu betrachten.

Alles zusammengefasst, haben wir also zwei Urmundbildungen vor uns, deren Höhlen einen gemeinsamen Eingang von aussen haben, nämlich den cirkulären Spalt. Seine Ränder werden von den beiden Urmundlippen gebildet. Der Urmund befindet sich beiderseits auf dem u-förmigen Stadium. Seine Entwicklung ist nicht ganz symmetrisch, die rechte Einstülpung überwiegt bei weitem die linke, und diese kommt nur in der Gegend des Schnittes Figur 13 zu besserer Ausbildung als die andere. Im spätern Verlauf der Entwicklung würde das Ei also wahrscheinlich zwei ungleich gut entwickelte Embryonen geliefert haben.

Für alle Doppelbildungen, welche den hier geschilderten mehr oder weniger gleichen, ergiebt sich nunmehr für den Verlauf der Gastrulation folgender Typus. Die doppelte Einstülpung beginnt an Einer Stelle der ursprünglich unteren Eihälfte, sie bildet sich hier zunächst leidlich normal und ohne gegenseitige Behinderung aus. Dies geht aus der Betrachtung von Sagittalschnitten durch ein Ei im Gastrulastadium hervor, sowie auch daraus, dass die Trennung der späteren Embryonen und die Ausbildung ihrer Organe im Vordertheile des Körpers am vollständigsten und am normalsten ist. Während der Process nach dem

Mittelpunkt des Eies fortzuschreiten versucht, findet er in der mächtigen im Innern gelegenen Masse weisser Dotterzellen ein unüberwindliches Hinderniss. Um es zu überwinden, wäre seine Trennung in der Meridianebene des Spaltes und seine Einstülpung nach beiden Seiten erforderlich. Statt dieser Einstülpung des Dotters in die ständig wachsende schwarze Substanz findet daher nur ein Umgreifen des ersteren von aussen her in ganz ähnlicher Weise statt, wie man es sich bei Entstehung einer Spina bifida zu denken hat. An Stelle des Eindrückens des Dottermateriales tritt ein Herüberwölben und eine allmähliche Umhüllung desselben durch die sich vorschiebenden Urmundränder. Wir sehen diesen Vorgang bei Verfolgung der äussern Entwicklung als die allmähliche Erhebung der gablig auseinandertretenden Wälle und ihr Zusammenlegen nach der Mitte zu, während die weisse Substanz verschwindet. Der Eingang in die Gastrulahöhlen liegt im Innern des Eies und communicirt nach aussen nur vermittelst des cirkulären Spaltes. Der Spalt entsteht durch die Zusammenlegung beider Urmundlippen und ist selbst weder Urmund noch Primitivrinne, sondern eine Folge des eigenthümlichen Gastrulationsverlaufes. Zugleich scheidet er, so tief er reicht, die Zwillinge von einander und bezeichnet überhaupt ihre ideale Trennungsebene.

Spaltbildungen treten nun nicht nur in der bisher behandelten Gruppe, sondern in allen den Fällen auf, in denen sich später überhaupt eine Duplicitas, sei es nun eine anterior oder eine, deren Theile mit der Bauchseite verwachsen sind oder irgend eine andere, entwickelt. Es fragt sich, ob der Spalt in diesen Fällen überall die gleiche Bedeutung und Entstehungsweise besitzt. Von den genannten Formen besitze ich nur die fertigen Bildungen [1]), deren Beschreibung ich hier, wo ich die Entwicklung Einer Form in ihren Hauptzügen vollständig vorführen möchte, nicht beabsichtige. Serien über die Gastrulationszustände liegen mir nicht vor. Zunächst lässt sich daher wohl nur folgendes sagen. Bei der seitlichen Verwachsung, mögen nun die Köpfe

1) Darunter findet sich eine Triplicitas, die auf der einen Seite einen schlecht entwickelten Embryo mit Medullarwülsten und Chorda trägt, auf der andern eine Duplicitas lateralis.

nach derselben Richtung oder entgegengesetzt liegen oder mag es sich um Duplicitas anterior handeln, liegen mit den geschilderten verwandte Verhältnisse vor. Auch hier deutet der Spalt die spätere Trennungsebene beider Embryonen an und er entsteht da, wo zwei ursprünglich nicht zusammengehörige Medullarwülste sich berühren. Anders ist es da, wo es sich um ventral verwachsene Individuen handelt, bei denen aber nicht der wechselseitige Uebergang in den Kopfwülsten wie in dem aus Schultze's Abhandlung citirten Fall vorliegt, sondern wo Individuen mit vollkommen getrennten Centralnervensystemen an zwei gegenüberliegenden Meridianen sitzen. Hier scheint die Furche von vornherein Primitivrinne zu sein.

An unsern ausführlich beschriebenen Hauptfall lassen sich noch einige Bemerkungen anknüpfen.

Dieser Fall zeigt von den bisher bei Rana erzeugten Doppelbildungen die weitgehendste Trennung beider Individuen. Sie sind fast in ihrer ganzen vorderen Hälfte vollkommen frei. An der hinteren Hälfte ist nirgends eine Verwachsung oder auch nur eine Berührung nicht zusammengehöriger Medullar- oder Chordahälften zu constatiren. Was sie zusammenhält, ist allein ein Theil der zum Entoderm gehörigen Zellmasse. Bei uncomplicirter Spina bifida kann nun auch der grösste Spalt noch nachträglich geschlossen und die Dottermasse ins Innere aufgenommen werden. Ferner ist es wahrscheinlich, dass man bei weiterer Beobachtung Fälle finden wird, in denen die verbindende Dottermasse nicht den Umfang der Vorliegenden erreicht. Ja selbst hier darf man vermuthen, dass die Trennung der Embryonen immer mehr fortgeschritten wäre, sei es nun durch einfaches Zurückbleiben des verbindenden Dotters im Wachsthum und überwiegende Vergrösserung der freien Theile oder durch mechanische Trennung und Zerreissung des Dotters durch die sich zusammenbiegenden Medullarwülste und späterhin durch einander widerstrebende Bewegungen der beiden Larven. Das alles macht es wahrscheinlich, dass auf diesem Wege bei Rana der höchste Grad der Doppelbildung, die Entstehung vollkommen getrennter Individuen erreicht werden kann.

Erwiese sich die Vermutung als richtig, so träte die Zwillingsbildung der Frösche damit in einen Gegensatz zu der bei Selachiern, Vögeln u. s. w., kurz bei allen meroblastischen

Eiern. Bei ihnen sind die Zwillinge noch zuletzt, bevor ihre Trennung erfolgen kann, mit den Bauchseiten, resp. mit den aus diesen hervorgehenden Verbindungen beider mit dem gemeinsamen Dottersack vereinigt. Die mit den Vorderseiten verwachsenen Doppelmonstra der Frösche hingegen scheinen weniger Aussicht auf spätere Trennung zu bieten, da ihre Verwachsung wegen des fehlenden Dottersackes und der damit zusammenhängenden Bildungen sehr innig ist. Wichtige Bauchorgane, die sämmtlich mit Ausnahme der dorsalen Pankreasanlage, aus der ventralen Darmseite sich bilden, müssen mit einander verwachsen. Gleichwohl darf man es nicht von der Hand weisen, dass auch hier so günstige Bedingungen sich finden können, die eine spätere Trennung zweier nur mit unwesentlichen Theilen ihrer Bauchseiten verwachsenen Larven ermöglichen. — Doch auch abgesehen davon, dass vollkommene Doppelbildungen beim Frosch wahrscheinlich aus ursprünglich mit den Rückenflächen vereinigten Individuen hervorgehen können, ist die Existenz solcher Monstra überhaupt bei meroblastischen Eiern mit Keimscheibe bisher nicht beobachtet worden und auch in hohem Grade unwahrscheinlich. Denn die Ausbildung der Rückenwülste findet an der Oberfläche der Keimscheibe statt, die Rückenflächen sind daher stets nach aussen gekehrt und dadurch ist ein Zusammenlegen dieser Flächen an einander ausgeschlossen.

Wir wollen nun noch einen Schritt weiter in der Entwicklung der Doppelmonstra zurückthun, um zu sehen, welche Eigenschaften der Blastula und der ihr voraufgehenden Furchungsstadien auf die künftige Duplicität hinweisen. Und zwar werde ich zunächst das Thatsächliche, die über diese Entwicklungsstufen vorliegenden Beobachtungen mittheilen, um darauf fussend eine Darstellung der Vorgänge zu geben, die wahrscheinlich als Ursachen der uns hier interessirenden Erscheinungen aufzufassen sind.

Was zunächst die Oberflächenbetrachtung angeht, so sieht man hier sehr häufig das schon von Schultze beschriebene weisse Band. Es entwickelt sich infolge der Drehung aus dem vorher vorhandenen weissen Felde und verläuft in der Richtung der ersten Furche, wobei es höchstens ein Drittel des Eiumfanges umgreift. Bei den übrigen Eiern findet sich an Stelle des Bandes ein grauweisses Feld mit unregelmässigen, verwaschenen Grenzen. Die Bedeutung des Bandes ist, wie auch schon Schultze bemerkt,

so zu verstehen, dass man überall da, wo es in typischer Weise auftritt, eine Doppelbildung zu erwarten hat, während jedoch umgekehrt lange nicht alle Eier, die später Doppelbildungen liefern, vorher als Blastula dies Band aufgewiesen haben. Es ist somit keine constante Erscheinung, hat aber doch insofern eine gewisse Wichtigkeit, als es schon äusserlich gleichsam angiebt, wie die Vertheilung des weissen Dotters im Innern beschaffen ist. Diese gleich zu besprechende Art der Vertheilung findet sich ebenso in Eiern mit einem weissen Bande, wie in solchen mit einem weissen oder weissgrauen Felde.

Schon Schultze constatirte bei der Schnittuntersuchung früherer Furchungsstadien eine Anhäufung des weissen Dotters in der Mitte des Eies. Diese Beobachtung wird durch meine Befunde vollkommen bestätigt. Schon bei Betrachtung der Schnitte mit blossem Auge sieht man das schwarze, pigmentreiche Material seitwärts von der Mitte bis nach dem Rande hin liegen, während die Mitte selbst infolge der Ansammlung des pigmentlosen Dotters weiss erscheint. Unter dem Mikroskope kann man dann ausserdem noch feststellen, dass entsprechend der Dottervertheilung seitlich kleinere, dazwischen hingegen die grösseren Zellen liegen. Dieser Grössenunterschied wird natürlich erst auf vorgerückteren Stadien deutlich. Er lässt sich von hier unverändert bis in das Blastulastadium, wie Figur 20 zeigt und weiter bis in die Gastrula verfolgen, wie man leicht bei einem Blick auf die Figuren 11 bis 14 sehen kann. Hier gesellen sich allerdings schon die Veränderungen der Gastrulation selbst störend hinzu. — Wie schon bemerkt, gestattet das von aussen sichtbare weisse Band, wenn es sich auch nicht überall findet, einen Schluss auf die Art der Dottertheilung im Innern. Wie es nämlich die Oberfläche in zwei Felder trennt, so scheidet im Innern die Dottermasse das pigmentirte protoplasmareiche Material in zwei Abtheilungen. Denn wenn die erstere sich auch in der Mitte überhaupt ansammelt, so breitet sie sich doch von hier nicht nach allen Seiten hin gleichmässig aus, sondern reicht in der Richtung der ersten Furche weiter an die Oberfläche des Eies, als in der Richtung senkrecht darauf, so dass sie eine Art, freilich sehr unregelmässiger, Zwischenwand bildet, zu deren beiden Seiten die kleinen Zellen gesondert von einander liegen (Fig. 20).

Diesen Erscheinungen, die bei Rana zu beobachten sind,

reiht sich eine andere sehr interessante an, die man bei Eiern von Triton cristatus sehen kann, wenn man auf sie die Methode der Kompression und Umkehrung nach der ersten Furche anwendet. So behandelte Eier zeigten bei weiter vorschreitender Theilung ein Auseinanderweichen der in der Mitte der vegetativen Seite zusammentreffenden Zellen, so dass hier eine kleine in das Innere führende Höhle entstand. Das Phänomen war nicht auf ein Absterben der Eier zu beziehen, da die Furchung ruhig weiter vor sich ging. Auf dem Blastulastadium spätestens sistirte allerdings die Entwicklung und die Eier starben ab, ohne dass der Einstülpungsprocess vor sich gegangen wäre. Es liegt das an der grossen Empfindlichkeit des Objektes.

Nach dieser Schilderung von Erscheinungen, die sich während der Furchung zeigen, wenden wir uns zur Untersuchung des Blastulastadiums. Das Aeussere der Eier geht hier keine Veränderung mehr ein und bewahrt das Aussehen, was es bei fortschreitender Furchung erworben hatte. Bei der Schnittuntersuchung hingegen finden sich bemerkenswerthe Veränderungen. Die Schnittrichtung wird bei Eiern mit dem weissen Bande zweckmässig senkrecht darauf gewählt, bei solchen, die nur ein unregelmässiges graues Feld haben, senkrecht zu diesem. Bei Eiern, die in dieser Weise nach Aufhebung der Kompression, etwa zwanzig Stunden nach Beginn der Furchung, zerlegt wurden, fand sich zu jeder Seite der schon beschriebenen weissen Mittelwand eine kleine Höhle. Ein derartiger Schnitt ist in Figur 20 abgebildet. Für die Auffassung dieser Höhlen als Keimhöhlen spricht vor allem ihre Lage. Denken wir uns nämlich Figur 20 durch eine senkrechte Linie in zwei Hälften getrennt, so enthält jede Hälfte grosszelliges weisses und kleinzelliges schwarzes Material, entspricht also in dieser Hinsicht einem vollständigen Ei. Die Höhlen liegen nun auch hier, wie die Keimhöhlen in einem normalen, aus der ganzen Masse gebildeten Ei, so, dass sie in gewisser Ausdehnung animale und vegetative Zellen von einander scheiden, dass also ihre eine Seite von diesen, ihre andere von jenen gebildet wird.

Aus diesem Grunde deute ich die beiden Höhlen als Furchungshöhlen und wenn vorhin für das Gastrulastadium der Nachweis zweier Einstülpungen die künftige Doppelbildung erkennen liess, so leisten die geschilderten Verhältnisse dasselbe

für das Blastulastadium. Zugleich geben sie noch eine kleine Erläuterung zu den oben beschriebenen Gastrulationsvorgängen, wie ein kurzer Rückblick lehrt. Die Einstülpung entwickelte sich anfangs ungehindert und stiess erst nachher auf Schwierigkeiten. Den Grund dafür sieht man bei einem Blick auf Figur 20. Die Entstülpung trifft zunächst die dünne Scheidewand und die beiden Höhlen und stösst dann erst auf die untere kompakte Masse weisser Dotterzellen. Daraus ergiebt sich die normale Ausbildung der ersten Urmundsstadien und der vorderen Hälften der Embryonen, sowie die Abnormität im hinteren Teile des Embryo und bei der weitern Ausbildung des Urmundes.

Haben wir bisher das gegenseitige Lagerungsverhältniss der Eisubstanzen, wie es sich als fertiges Resultat darstellt, betrachtet, so wenden wir uns nun zu den Vorgängen, die dazu geführt haben. Diese Vorgänge, die ich nicht an der Hand von Präparaten darstellen kann, lassen sich zwanglos auf die Schilderung zurückführen, die Born[1]) für die Umkehrung des noch ungetheilten Eies gegeben hat.

Dreht man nämlich ein Froschei in Zwangslage gleich nach der Befruchtung um, so steigt der dadurch nach unten verlagerte leichte Dotter in die Höhe, während der schwere weisse nach abwärts strömt. Bevor noch die erste Furche erscheint, haben beide Substanzen ihren Platz gewechselt und die Anordnung gleicht im Wesentlichen der vorher bestandenen.

Ueberträgt man diese Verhältnisse auf das Stadium während und nach der Vollendung der ersten Furche, so findet das, was vorher in dem ganzen Ei geschah, jetzt in jeder Halbkugel für sich statt. Die umstehenden Schemata verdeutlichen den hier anzunehmenden Vorgang. Schema 3 stellt das Lageverhältniss des schwarzen (schraffirten) Dotters zum weissen gleich nach der Drehung dar, Schema 5 das schliessliche Resultat der stattfindenden Umlagerungen, die Ansammlung des weissen Dotters zu beiden Seiten der ersten Scheidewand. Figur 4 stellt ein mittleres Stadium, das zwischen beiden anzunehmen ist, dar; die Pfeile geben die Strömungsrichtungen des Dotters an. Dabei ist die Betheiligung verschieden tiefer Schichten an der Strömung ungleich. Die äusserste Randschicht geräth gar nicht in Bewegung, denn in Fig. 20 lagert zwar die weisse, grosszellige Masse mit

1) G. Born, Biologische Untersuchungen. I. Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 24.

breiter Basis auf der Unterfläche, hat aber einen schmalen schwarzen Pigmentstreif nicht verdrängen können. Die Vorgänge in jeder Blastomere gleichen nach dieser Annahme ganz denen bei der Umkehrung des noch ungetheilten Eies, nur dass sie früher ein Ende finden; denn während dort die beiden verschiedenen Substanzen wieder ganz bis auf den alten Platz zurückkehren, bleiben sie hier auf halbem Wege stehen. Sie werden durch die Bildung der Scheidewände der Eizellen mehr und mehr in ihrer Bewegung gehindert, bis ihre Verschiebungen endlich zum Stillstand kommen.

Es bildet also die Lagerung der beiden Hauptsubstanzen des Eidotters eine unmittelbare Folge der Umkehrung. In der Scheidung des schwarzen Materiales in zwei Parthien durch die Zwischenschiebung der weissen Substanz liegt die Ursache für die getrennte Ent-

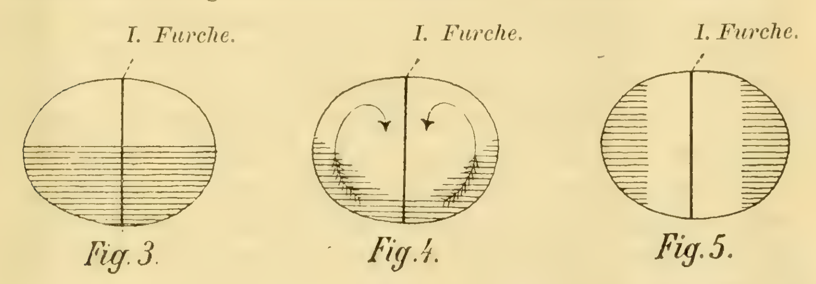


Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5.

wicklung zweier Individuen aus einem Ei; denn es sind dadurch zwei von einander getrennte Hauptwachsthums- und Zellvermehrungsgebiete geschaffen, die sich denn auch selbständig differenziren.

Damit schliesse ich mich im Grossen und Ganzen den Ansichten an, die Oscar Hertwig sowie Roux über die muthmaassliche Ursache des ganzen Processes geäussert haben. — Nach Hertwig[1]) hat sich „in Folge der Umkehr . . . . jede der beiden Halbkugeln unabhängig von der andern theilweise gedreht, indem die leichteren und schwereren Substanzen wieder in eine ihrer Schwere mehr entsprechende Lage zu kommen such-

1) Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. I. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.

ten“. — Nach Roux' [1]) Ansicht beruht die Doppelbildung „auf der nach der Umkehrung durch die Einwirkung der Schwerkraft bedingten neuen Anordnung der Dottersubstanzen“, wodurch diese „in jeder der sogleich eine Ganzbildung liefernden beiden ersten Blastomeren im Wesentlichen entsprechend der Anordnung in einem ganzen Ei geworden ist“.

An diese Aeusserung schliesst Roux noch eine genaue Analyse einiger bei dem Versuch Schultze's in Betracht kommender Umstände. Grosse Bedeutung misst er insbesondere der Plattenkompression zu und zwar auf Grund von Versuchen an Rana esculenta, die denen Schultze's bis auf den einen Punkt glichen, dass die Zwangslage durch spärliche Anfeuchtung der Gallerthülle hergestellt war. Diese Versuche fielen negativ aus. Der Grund dafür scheint mir darin zu liegen, dass die Fixirung von Eiern durch eine halb eingetrocknete Gallerthülle nicht so vollkommen sein kann, wie die bei Plattencompression. Die Eier Roux' dürften daher eine theilweise Rückdrehung erfahren haben. Vorausgesetzt, dass der Reibungswiderstand bei beiden Methoden der gleiche ist, ist dennoch die Sicherheit der Fixirung verschieden. Denn bei Fixirung in der mässig befeuchteten Hülle behält das Ei seine Kugelgestalt, während es bei Plattencompression bedeutend abgeflacht wird. Daher wird das labile Gleichgewicht des umgekehrten Eies in dem einen Falle nur durch einen Punkt, im andern durch eine Fläche gestützt.

Im übrigen habe ich selbst einen Versuch mit Plattencompression an Rana esculenta gemacht, der gleichfalls negativ ausfiel. Ich habe wohl mehrere Larven mit verschieden grossen Körperanhängseln erzielt, die bei äusserer Betrachtung sich wie Doppelbildungen ausnahmen, habe aber auf Schnitten keine Verdoppelung der Axenorgane nachweisen können. Der Grund für den Misserfolg liegt wohl in der Schwierigkeit, die mit einem grossen weissen Felde versehenen Eier wirklich senkrecht zu orientiren.

Dennoch könnte wohl der Plattencompression aus zwei Gründen Bedeutung beigemessen werden. Erstens wird dadurch die Berührungsfläche der beiden ersten Blastomeren verkleinert. Dies liegt an den geometrischen Verhältnissen, tritt also auch ohne Umkehrung in Wirksamkeit und kann daher höchstens als

1) Ueber die verschiedene Entwicklung isolirter erster Blastomeren, p. 597. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen. Bd. I.

unterstützendes Moment gelten. Zweitens kann daraus eine Lockerung des Zellverbandes hervorgehen. Hierauf weist die vorhin erwähnte Beobachtung bei Triton hin. Könnte man nachweisen, dass eine derartige Lockerung wie bei Triton, auch bei Rana stattfindet und dass sie sich vor allem in der ersten Furchungsebene geltend macht und nicht wie bei Triton die Spitzen sämmtlicher am vegetativen Pol zusammenstossender Zellen betrifft, so würde damit eine vollkommen hinreichende Erklärung für die Doppelbildung gegeben sein. Diese Ursache wäre dann auch dieselbe wie bei den meisten niederen Thieren, bei denen man bisher Doppelbildungen erzeugt hat, nämlich mechanische Trennung der Blastomeren. Ich erinnere nur an die Versuche von Driesch, Wilson und Zoja. Doch auch bei diesen kann die Doppelbildung bisweilen auf anderen Ursachen beruhen, wie in Löb's Versuchen mit geplatzten Seeigeleiern. — Von alle dem abgesehen, ist es auch für diesen zweiten Punkt wahrscheinlich, dass er auch ohne Umkehrung bei blosser Compression eintreten wird. Wie es sich in dieser Hinsicht mit dem Auseinanderweichen der Zellen bei Triton verhält, darüber kann ich leider keine Angaben machen.

Somit bleibt als Hauptursache der Trennung der Blastomeren die Zwischenlagerung des Nahrungsdotters, der gegenüber alles übrige nur als unterstützendes Moment ins Gewicht fallen kann. Wie sich sogleich ergeben wird, sind wir auch in der Lage, ein Experiment vorzuschlagen, welches uns die sichere Entscheidung über die Zulässigkeit unserer Annahme zu liefern im Stande ist.

Zwei bisher nicht erwähnte Umstände sind nämlich wahrscheinlich noch von Bedeutung für das Gelingen der Erzeugung der künstlichen Doppelbildungen. Das ist die Consistenz des Eiinhaltes und die Temperatur.

Dass die Consistenz der Eier gewissen Schwankungen unterliegt, darauf deutet eine Beobachtung von Born[1]) hin. Der genannte Forscher beobachtete nach Umkehrung der Eier eines Weibchens bald nach der Befruchtung, dass in diesen Eiern die Zurücklagerung des verkehrt gelagerten Materiales auffallend langsamer erfolgte als in seinen übrigen Versuchen. Er schliesst eben daraus auf Abweichungen in der Consistenz. Um den etwaigen Einfluss dieser Verhältnisse auf die Entstehung von Doppel-

1) l. c. p. 506.

bildungen zu beurtheilen, erinnern wir uns daran, dass der Nahrungsdotter durch die Bildung von Zellwänden in der für unsere Zwecke günstigen Lage fixirt wird. Bei sehr zähem Eiinhalt ist es denkbar, falls die Furchung schnell genug erfolgt, dass die Dottersubstanzen ihre Lage so beibehalten müssen, wie sie gleich nach der Umkehr war. Unter entgegengesetzten Umständen könnte die vollständige Zurücklagerung über den zur Doppelbildung erforderlichen Zustand hinaus erfolgen. In beiden Fällen würde eine einfache Entwicklung die Folge sein.

Wesentlicher als der vielleicht etwas hypothetische Einfluss des Wechsels der Consistenz dürfte der der Temperatur sein, welche direkt eine Verlangsamung oder eine Beschleunigung der Furchung bewirkt. Es kann also bei beträchtlicher Wärme die Furchung so schnell vor sich gehen, dass der Eiinhalt durch die gebildeten Zellwände fixirt wird, bevor er die erforderliche Lagerung erreicht. Auf der andern Seite kann in sehr kaltem Wasser die Furchung so langsam eintreten, dass sich inzwischen das normale Verhältniss wieder herstellt. In beiden Fällen müsste das Resultat, was Doppelbildungen betrifft, negativ sein. Liesse sich eine dieser Möglichkeiten verwirklichen, so würde damit die in diesem Aufsatze vorgetragene Annahme über die innere Ursache der Doppelbildungen bei Rana eine wesentliche Stütze erfahren, während sie bei etwaigem positivem Ausfall der Versuche vollkommen wiederlegt wäre.

Zum Schluss spreche ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Oscar Hertwig meinen Dank für das fördernde Interesse aus, mit dem er den Verlauf dieser Arbeit begleitete. Ebenso bin ich dem Assistenten des II. anatom. Instituts, Herrn Dr. Friedrich Kopsch, für manchen praktischen Wink und Rathschlag zu Dank verpflichtet.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIV.

Fig. 1 und 2. Doppelbilduug von Rana fusca, in 1 von einer Seite in 2 von der anderen und von oben gesehen. l_1 (1) linker, r_1 (2) rechter Medullarwulst des einen Embryo, l_2 und r_2 die des andern.

Fig. 3–10. Querschnitte durch dieselbe Doppelbildung, in der Reihenfolge der Nummern vom Kopf nach dem hinteren Ende zu geordnet. Bezeichnung: m = Medulla, ch = Chorda, e = Ektoderm, en = Entoderm, ms = Mesoderm.

Fig. 11—14. Querschnitte durch ein Ei mit cirkulärem Spalt, senkrecht zum Spalt gelegt. *a* und *b* = Gastrulahöhlen, *c* = Spalt, Fig. 14 *g* = linke Gabelfurche.

Fig. 15—19 zeigen die Entwicklung des cirkulären Spaltes an einem Ei. *c* = einfacher Spalt, *g* = Gabelfurche.

Fig. 20. Schnitt durch ein comprimirtes und nach Beginn der ersten Furche gedrehtes Ei auf dem Blastulastadium nach Aufhebung der Compression. *k* = Keimhöhle.

Zur Frage über den Bau der Milz.

Von

N. Kultschitzky,
Professor der Histologie und Embryologie (Charkow).

Hierzu Tafel XXXV und XXXVI.

Gewöhnlich unterscheidet man am Grundgewebe der Milz zwei Theile — ein grobes Gerüst, d. h. die Kapsel der Milz und die sogenannten Balken, und ein feines Gerüst, d. h. jenes kleinmaschige Bindegewebsnetz (reticulum), welches in der Milzpulpa und den Malpighi'schen Körperchen gelegen ist.

Die Kapsel und ihre Balken sind bei verschiedenen Thierspecies von ungleicher Beschaffenheit. Zuweilen ist ihr Bau so charakteristisch, dass er als gutes Unterscheidungsmerkmal dienen kann. Als Bestandtheil des groben Skeletes ist zu betrachten eine geringe Menge Bindegewebe, das hier im Verhältniss zu den anderen Bestandtheilen eine unbedingt untergeordnete Stellung einnimmt. Dasselbe ist faserig und verschmilzt mit der Bauchfellgrundlage. Die unteren Schichten der Kapsel und die Kapsularbalken bestehen aus glatten Muskelelementen und elastischer Substanz. Sie enthalten fast gar kein Bindegewebe; nur in den dicksten Balken ist dasselbe mehr oder weniger bemerkbar beigemengt.

Das Vorhandensein der glatten Muskulatur in der Milzkap-

sel und in den Kapsularbalken hat zuerst Kölliker bewiesen und es wird seit jener Zeit von Allen anerkannt. Gegenwärtig ist selbstverständlich Allen bekannt, dass die glatte Muskulatur der Milz nicht bei allen Thieren vorkommt, und dort, wo sie existirt, auch in ungleichem Grade entwickelt ist. Von allen unseren Hausthieren besitzen in erster Linie die Hunde, dann die Katzen die am meisten entwickelte Milzmuskulatur. Diese beiden Thierspecies dienten hauptsächlich zum Gegenstand unserer Untersuchungen. Von der Muskulatur der Milz sprechend, müssen wir zuvörderst die Thatsache feststellen, dass in der Kapsel die glatten Muskelfasern in deren untersten Schichten liegen, obgleich diese Beobachtung nicht auf alle Thiere zu beziehen ist. So z. B. beim Hunde nehmen sie die ganze Dicke der Kapsel ein und stellenweise werden die äusseren Schichten sogar von stärkeren Bündeln eingenommen, als die inneren. Ausserdem zeigt sich, dass die Muskeln eine gewisse Ordnung aufweisen, namentlich liegen stets ihre Bündel in zwei Schichten verschiedener Dicke (Fig. 1). Uebrigens ist in der Anordnung dieser Schichten keine so grosse Genauigkeit zu bemerken, wie wir sie z. B. am Darmkanal beobachten. In der Milz gehen oft die Bündel der äusseren Schicht in die innere über, auch umgekehrt; hier gibt es auch keine so sehr bestimmte Richtung der Bündel in Bezug auf die Längenaxe des Organs; stets aber ist es möglich, eine Anordnung dieser Muskelelemente in zwei Schichten auf der ganzen Strecke der Milzkapsel zu konstatiren. An den Stellen, wo sich die Grundlage des Peritonealüberzuges verdickt, wie das an den Durchtritts-Stellen der Blutgefässe der Fall ist, ist leicht zu sehen, dass die glatten Muskelelemente mit feinen Bündeln auch in die Dicke des Peritonealüberzuges eindringen.

Während die Kapsel die sogenannten Kapsularbalken entsendet, dringen in die letzteren Muskelbündel beider Schichten der Kapsel ein. An diesen Stellen ist die schichtenförmige Anordnung der Muskelbündel selbstverständlich weniger scharf ausgeprägt, als auf der übrigen Strecke der Milzkapsel. Gehen die Muskelbündel in die Kapsularbalken über, so schlagen sie immer eine Längenrichtung ein und ändern dieselbe zuweilen nicht[1]). Oben haben wir bereits bemerkt, dass zwischen den

1) Die Erlernung der Anordnung der Muskelelemente bietet von

Bündeln von glatten Muskeln, sowohl in der Kapsel, als auch in den Kapsularbalken, fast kein bündelfaseriges Bindegewebe vorhanden ist. Bei den Hunden und Katzen enthalten nur die dicksten Balken dieses letztere in mehr oder minder bedeutendem Maasse. Das ist auch leicht begreiflich, denn die Grundlage der Muskelschichten und der Balken wird hier von elastischer Substanz gebildet, zu deren Beschreibung wir jetzt übergehen.

Selbst die neuesten Autoren äussern sich nur wenig über das elastische Gewebe der Milz und schildern zuweilen die Anordnung desselben nicht ganz richtig. So giebt Hoyer[1]) an, dass die elastische Substanz nur in der äusseren Schicht der Kapsel vorhanden sei. Die tiefer gelegene Schicht, von der die Balken abgehen, besteht nach seiner Meinung vorzugsweise aus glatten Muskeln, und die Balken fast hauptsächlich aus diesen, wie das

technischer Seite keine Schwierigkeiten, obgleich wir auch kein zuverlässiges Mittel besitzen, welches uns gestattet, diese Elemente an den mikroskopischen Schnitten zu isoliren. Sehr gute Präparate erhält man bei Anwendung von Doppelfärbungen, z. B. Hämatein-Eosin oder Hämatein-Orange. Ich benutze jedoch eine andere Methode, die mir zwar keine prachtvollen Präparate lieferte, aber von grossem Nutzen war, da es nicht schwer war, den Gang der Bündel von glatten Muskeln und sogar den der einzelnen Muskelzellen zu verfolgen. Ich bereitete eine gesättigte Lösung von Lakmoid in Aether sulfuric. und tingirte mit derselben die Schnitte 24 Stunden oder sogar einige Tage lang. Richtiger gesagt, ich legte in die Lakmoidlösung eine mehr oder weniger bedeutende Anzahl von Schnitten und nahm von denselben nach Bedarf für die Untersuchung und schloss sie in Canadabalsam ein. Dass Objekt muss unbedingt in Müller'scher Flüssigkeit gut fixirt werden. Auf diese Weise erhält man eine nicht grelle, jedoch sehr gute Tinction in verschiedenen Farben. — Die glatten Muskelzellen sind blau gefärbt und dabei nur ihr Protoplasma, der Kern bleibt gänzlich ungefärbt. Das bündelfaserige Bindegewebe nimmt eine röthliche Färbung an, die farbigen Blutelemente eine fast schwarze; die Leucocyten dagegen erhalten eine schwach graue Farbe. Sollte Jemand die hier empfohlene Methode benutzen wollen, so würde es am besten sein, fürs Erste die Milz einer Katze zu nehmen, wo diese Methode am besten gelingt. Die Ursache hiervon ist schwer zu ergründen.

1) Hoyer, Ueber den Bau der Milz. Morpholog. Arbeiten von G. Schwalbe, 3. Bd., 2. H.

schon Kölliker gezeigt hat[1]). Nach Bannwarth[2]) befinden sich die elastischen Fasern ebenfalls vorzugsweise in der äusseren Bindegewebsschicht. In den Balken und den Gefässscheiden hat Bannwarth nur selten elastische Platten gefunden[3]).

Beim Studium der Vertheilung der elastischen Substanz in der Milz benutzte ich auch meine eigene Untersuchungsmethode, die ich hier kurz schildern will.

Behufs der Färbung der elastischen Fasern nehme ich zwei Farbesubstanzen — das in Wasser lösliche Magdalaroth und Methylenblau, die sich in Spiritus und in einem kleinen Quantum Lauge lösen, — nach folgender Formel:

Alkohol (96°)	200
1 % Lösung von kohlensaur. Kali .	10
In Wasser lösl. Magdalaroth . . .	0,5
Methylenblau	0,25

Diese Lösung ist vollkommen klar, besitzt aber eine starke gelbe Fluorescenz. Sie erhält sich sehr lange. Behufs der Färbung handelt man folgendermaassen: die Objecte werden gut fixirt in meiner Lösung[4]) oder in Spiritus, der mit Essigsäure angesäuert ist (bis 1 %). Die Schnitte werden auf unbestimmte Zeit in die obengenannte Farbelösung gebracht. Gewöhnlich erhält man schon nach 1/2—1 Stunde eine genügende Färbung der elastischen Fasern, einen vollen Grad jedoch erreicht sie erst nach 18—24 Stunden. Auf diese Weise soll eine vollkommen isolirte rothe oder purpurrothe Färbung der elastischen Elemente erzielt werden. In der Milz liefert diese Methode die besten Resultate. Sogar einzelne äusserst dünne Fasern kann man ziemlich deutlich beobachten, besonders aber, wenn der Beobachter im Besitze von einem guten Objectiv ist, das erlaubt, ein weit geöffnetes Diaphragma anzuwenden. Die empfohlene Färbungsmethode der elastischen Substanz, für andere Objekte angewandt, scheint weniger passend zu sein. So z. B. in der Haut färben sich gleichzeitig mit den elastischen Fasern die Bündel der leimgebenden Substanz, wenn auch in bedeutend geringerem Grade.

---

1) l. c. p. 266.

2) Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 38, S. 345.

3) l. c. p. 349.

4) Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie. Bd. IV, 1887, S. 345.

Bei eingehender Betrachtung ist es nicht schwer, zu begreifen, dass eine derartige Erscheinung nicht etwa von dem Grade der Genauigkeit der Methode abhängig ist, sondern die Ursache davon in der Natur des Objects selbst zu suchen sei. In der That, nimmt man einen Schnitt von einer Arterie und einen anderen von der Haut, wobei beide Objecte einer völlig gleichen vorläufigen Behandlung unterworfen worden sind, und legt sie auf gleiche Zeit in eine und dieselbe Farbelösung, so erhalten wir am Schnitte von der Arterie eine ganz isolirte Färbung der elastischen Substanz, wobei die Bündel der leimgebenden Substanz vollständig ungefärbt bleiben, während am Schnitte von der Haut diese letzteren eine nicht starke, jedoch ganz deutliche rothe Färbung annehmen.

Man kann freilich zur Untersuchung der elastischen Substanz auch andere Methoden mit Erfolg anwenden, von welchen ich auf die Saffraninfärbung nach Martinotti[1]) hinweisen will, doch nicht deshalb, dass sie gerade mehr Details aufwiese. Im Gegentheil färbt Saffranin die elastische Substanz schwieriger, als die von mir genommenen Substanzen; aber das Saffranin verleiht ihnen eine dunkelviolette, fast schwarze Färbung, welcher Umstand gestattet, solche Präparate mit Erfolg zu photographiren. Darin hat Martinotti's Methode unstreitig den Vorzug vor allen anderen, die meinige nicht ausgenommen.

Beim Studium der Vertheilung der elastischen Substanz in der Milz habe ich mich von Anfang an davon überzeugt, dass die elastischen Fasern in weit grösserer Menge vorhanden sind, als bisher von den neuesten Autoren angenommen wurde. Die Menge derselben ist höchst verschieden bei den verschiedenen Thierspecies und hält, wie es scheint, gleichen Schritt mit der Entwicklung der Muskulatur. Je stärker diese Letztere, desto mehr elastische Substanz in der Milzkapsel und in den Kapsularbalken. Betrachtet man die Sache etwas aufmerksamer, so ist leicht zu bemerken, dass bei den verschiedenen Thierspecies nicht nur die Menge der elastischen Substanz ungleich ist, sondern auch die Vertheilung derselben selbst einige Eigenthümlichkeiten aufweist. So z. B. beim Hunde bildet die elastische Substanz starke, flach ausgespannte Netze, die fast gleichmässig die Dicke der

1) Martinotti, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. IV, 1887, H. 1, S. 30.

Milzkapsel durchziehen (Fig. 2), bei der Katze liegt unmittelbar unter dem Peritonealüberzuge ein höchst starkes flaches Netz von elastischer Substanz; die tiefer gelegenen Netze stehen diesem an Dicke ihrer Fasern nach (Fig. 3). Ausserdem, dank der unbedeutenden Menge der leimgebenden Substanz in der Milzkapsel beim Hunde, erscheinen hier die Fasern der elastischen Substanz stets geradlinig, als wären sie stark gespannt, während in der Katzenmilz, wo die Kapsel viel mehr leimgebende Substanz hat, wie oben gesagt, die elastischen Fasern immer geschlängelt sind. Kurz, es genügt, nur einen einzigen Blick auf die Vertheilung der elastischen Substanz in der Milz dieser beiden Thiere zu thun, um die Präparate niemals zu verwechseln. In die Kapsularbalken gehen die elastischen Fasern der unteren Kapselschichten über und bilden in denselben ein dichtes Netz mit sehr langen Maschen, die längs den Muskelbündeln ausgestreckt sind. Hier sei es mir erlaubt, auf einige Details hinzuweisen, die ich in der unsere Frage betreffenden Literatur nicht gefunden habe. Es handelt sich nämlich darum, dass die in den Kapsularbalken und auch theilweise in der Kapsel selbst gelegenen elastischen Netze eine mehr oder minder bedeutende Anzahl dünner Fasern entsenden, die in die Milzpulpa übergehen und auf weite Strecken in derselben hinziehen. Diese Fasern können überall leicht beobachtet werden, auch die Malpighischen Körperchen nicht ausgenommen, aber nur bei guter Färbung, da sie selten eine beträchtliche Dicke besitzen; in den meisten Fällen sind sie jedoch sehr dünn.

Die elastischen Fasern, welche in der Milz hinziehen, sind auch mit dem elastischen Netze der Arterien verbunden. Wenn ein arterielles Aestchen in der Nähe eines Kapsularbalkens vorüberzieht, so kann man nicht selten beobachten, dass die elastischen Netze beider Bildungen durch zahlreiche Anastomosen untereinander verbunden sind. In diesen Fällen nehmen die die Pulpa durchdringenden Fasern an Dicke ab.

An den Objecten, die zum Gegenstande meines Studiums dienten, konnte ich stets das Vorhandensein von elastischen Fasern in den Kapsularbalken, sogar in den dünnsten, konstatiren. Deshalb glaube ich mich berechtigt, die Existenz rein muskulärer

Balken, von denen W. Müller und Bannwarth[1]) sprechen, in Abrede zu stellen.

Blutgefässe.

Bei meinen früheren Untersuchungen über den Bau der Milz[2]) bin ich zu dem Schlusse gekommen, dass in derselben, wie in einem jeden andern Organe, ein geschlossenes Blutcirculationssystem vorhanden sei. Uebrigens, schon zu jener Zeit, konnte ich nicht umhin, einen gewissen eigenthümlichen Charakter im Baue dieses Systems zuzulassen, da ich das constante Vorhandensein von farbigen Elementen in der Milzpulpa unter vollkommen normalen Verhältnissen in Sicht hatte. Ich dachte damals auf Grund des Studiums von nicht injicirten Präparaten, dass im Baue der breiten Kapillargefässe Bedingungen gegeben wären, die für den constanten Durchgang der Blutelemente in die Milzpulpa günstig sein könnten[3]). Solchen Ansichten über den Bau des Blutgefässsystems widersprechen auch die Resultate der künstlichen Injectionen nicht. Wie bekannt, dringt die Masse in die Milzpulpa ein sogar bei den vorsichtigsten Versuchen, die Blutgefässe zu injiciren. Anfangs hält jeder Beobachter solche Injectionen für misslungene; doch bald überzeugt er sich davon, dass ein anderes Resultat nicht zu erwarten ist. Als einfacher und handgreiflicher Beweis dafür kann Folgendes dienen. In der Milz giebt es Stellen, wo die Kapillargefässe ohne Zweifel so gebaut sind, wie auch in anderen Organen, und wo das Blut nur durch sie allein circulirt, das sind namentlich die adenoiden Scheiden der Arterien und die sogenannten Malpighi'schen Körperchen. Und namentlich an diesen Stellen, die im allgemeinen gerade so gebaut sind, wie auch das Gewebe der Pulpa, können wir stets eine tadellos reine Injection der Blutgefässe erhalten. Zugleich erscheint es wenig wahrscheinlich, dass das Hindurchtreten der Injectionsmasse in die Gewebespalten der Milzpulpa ausschliesslich ein Kunstproduct wäre. Hingegen er-

---

1) l. c. p. 349.

2) N. Kultschitzky, Zur Frage über den Bau und die physiologische Function der Milz. Verhandlungen d. medicin. Sektion d. Gesellsch. f. Experimentalwissenschaften. Charkow 1882.

3) l. c. p. 14.

scheint in diesem Falle die Annahme eines eigenthümlichen Baues des Blutgefässsystems unbedingt erforderlich.

Während ich mich in letzterer Zeit abermals mit dem Baue der Milz unter weit günstigeren Umständen beschäftigte — schon deshalb, weil die mikroskopische Technik in den letzten zehn Jahren grosse Fortschritte gemacht hat — bin ich zu ganz entgegengesetzten Schlüssen gekommen. Ich muss nunmehr anerkennen, dass in der Milz ein offenes Blutcirculationssystem existirt, wie dasselbe zuerst von W. Müller beschrieben worden ist. Zu dieser Ueberzeugung bin ich gekommen theils durch die neuen Angaben in der Literatur (Hoyer, G. Hoyer, Bannwarth, Sokolow), theils aber durch meine eigenen Beobachtungen. In die unsere Frage betreffende Literatur will ich nicht näher eingehen, da sie den Specialisten völlig bekannt und ausserdem ziemlich ausführlich in einigen der neuesten Arbeiten citirt ist, von welchen zuvörderst auf die Arbeit von Bannwarth[1]) hingewiesen werden muss; dieselbe schildert ausgezeichnet den gegenwärtigen Stand der in Rede stehenden Frage. In manchen Fällen sind die Literaturangaben freilich unvermeidlich und sogar wünschenswerth schon deshalb, um die Arbeit eines jeden Beobachters in das richtige Licht zu setzen.

Um den Bau des Blutgefässsystems der Milz zu studiren, ist es durchaus nicht nothwendig, die Gefässe mit irgend einer farbigen Masse künstlich zu injiciren, es muss im Gegentheil sogar vermieden werden, besonders bei der Lösung der allerwichtigsten Frage, d. h. der Frage nach dem Uebertritte der Arterien in die Venen. Um so mehr, da die Untersuchung des Blutgefässsystems in seinem gefüllten Zustande auch ohne künstliche Injectionen angestellt werden kann; und zwar, erst die Venen, und darauf die Arterien unterbindend, kann man die Blutgefässe bis zu einem beliebigen Grade füllen und hernach fixiren (Sokolow). So verfuhr auch ich, wenn ich ein injicirtes Präparat erhalten wollte. Um die farbigen Blutelemente von der übrigen Zellmasse zu isoliren, benutzte ich die unlängst von mir beschriebene Methode, nämlich eine Doppelfärbung mit Patent-

---

1) Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 38, S. 345.

Säure-Rubin und Helianthin oder Wasserblau. Diese Methode ist im wesentlichen nicht complicirt und liefert stets ein fehlerfreies Resultat. Das Object wird in 0,5 $^0/_0$iger Sublimatlösung oder in Müller'scher Flüssigkeit fixirt. Zwar wird gewöhnlich für die farbigen Blutelemente das Fixiren in Sublimat bevorzugt wegen seiner bewährten Eigenschaft, dieselben prachtvoll zu conserviren; nichtsdestoweniger ist für unsere Zwecke eine gute Fixation in der Müller'schen Flüssigkeit weit besser. Spätere Einbettung in Paraffin.

Zur Grundfärbung gebrauche ich die unlängst von mir empfohlene Farbe Patent-Säure-Rubin [1]). Dieser Farbstoff muss in saurer Lösung angewandt werden, wobei die Präparate in angesäuertem Wasser abzuwaschen sind, da nicht angesäuertes Wasser ziemlich schnell das Rubin ausspült. Der Sättigungsgrad der Lösung ist nicht wichtig. Die von mir angewandte Lösung wird so zusammengestellt:

Patent-Säure-Rubin 0,25—0,50.
3 $^0/_0$ige Essigsäure 100.

Die Milzschnitte werden auf 2—3 Minuten in die Lösung gebracht. Uebrigens können sie daselbst auch längere Zeit verweilen, besonders, wenn man eine intensivere Färbung erzielen will, weil das Rubin die Präparate nicht überfärbt, wie das bei vielen anderen Farbstoffen der Fall ist. Haben die Schnitte lange genug in der Farbelösung verweilt, so werden sie, wie gesagt, in angesäuertem Wasser abgewaschen. Zu diesem Zwecke nehme ich einfach 2 $^0/_0$ige Essigsäure.

Als Resultat dieser ersten Färbung erhält man eine schöne, jedoch gleichmässige rothe Tinction aller Gewebeelemente.

Behufs der zweiten Färbung benutze ich mehrere Farb-

---

1) Patent-Säure-Rubin ist der richtige Name dieses Farbstoffes. In meiner Mittheilung über die Färbung der Neuroglia (Anat. Anzeiger 1893, Nr. 10 u. 11, S. 357) ist er „Patentsaures Rubin" benannt worden. Diese irrthümliche Benennung hat sich nur in meine deutsche Mittheilung eingeschlichen, obgleich ich dieselbe zur Correctur hatte, und freilich deswegen, weil ich leider der deutschen Sprache nicht vollkommen mächtig bin. Weigert hat mich meines Fehlers wegen hart angegriffen (s. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet, Bd. III, S. 18 u. 19), wie ich wohl sagen darf, unverdienter Weise.

stoffe; von den gelben wurden genommen: Helianthin, Mandarin und Orang (verschiedener Benennungen), von den blauen: Chinablau (und das mit ihm identische Wasserblau). Die Lösungen aller dieser Farbstoffe werden ähnlich, wie die Rubinlösung, vorbereitet, d. h. man nimmt ca. 0,5 gr Farbstoff zu 100 ccm 2 $^0/_0$iger Essigsäure. Die mit Rubin gut tingirten und in angesäuertem Wasser abgewaschenen Schnitte werden nach Wunsch in eine von den erwähnten Lösungen umgelegt und verweilen in derselben so lange, bis sie ihre rothe Farbe verlieren und gelb oder blau werden, je nach dem, welche Lösung bei der Färbung angewandt worden ist. Von hier aus werden die Schnitte ohne Auswaschen direct in starken Spiritus übergeführt und in Balsam nach den allgemeinen Regeln der histologischen Technik eingeschlossen.

Als Resultat dieser zweiten Färbung erhält man eine volle Vertretung der Rubinfärbung durch gelbe oder blaue Farbe in sämmtlichen Elementen des Schnittes, mit Ausnahme der farbigen Blutkörperchen, die nur allein bei der Combination mit Chinablau eine helle rothe Farbe beibehalten oder bei der Combination mit Helianthin und anderen gelben Farbstoffen eine violette Färbung annehmen.

Auf solche Weise gelingt es, mittelst einer nicht complicirten Handhabung die farbigen Blutelemente vollkommen von allen übrigen Gewebeelementen ohne Ausnahme zu sondern.

Beginnen wir mit der Beschreibung der grossen Blutgefässe, der arteriellen und venösen Stämme. Zuvörderst sei bemerkt, wie das schon mehrfach in der Literatur ausgesprochen worden ist, dass die grossen Arterien und Venen der Milz in ihrer Vertheilung viel Eigenthümliches aufweisen. In dieser Hinsicht kann man für festgestellt halten, dass beiderlei Gefässe, indem sie durch die Kapsel hindurchtreten, eine Scheide von der letzteren mit bekommen; aber dabei behalten die Arterien ihre Selbstständigkeit und pulsiren frei in ihrer sogenannten Kapsularscheide, während die Venen schnell einen bedeutenden Theil ihrer Wandung verlieren und fest an ihre Scheide anwachsen, so dass eine Aenderung des Lumens dieser Gefässe nur von der Veränderung der Kapsularscheide abhängig ist. Ausserdem, wie bekannt, werden die Arterien der Milz von Venen nicht begleitet. Wenn diese Gefässe zusammen verlaufen,

so ist das nur auf kurzen Strecken der Fall. Die arteriellen Gefässe behalten nicht lange ihre Scheide, die sie von der Kapsel bekommen haben. Wie schon W. Müller gezeigt hat, zerfällt die Scheide nach einiger Zeit in Längsbündel, die dann von den Blutgefässen abgehen und mit den sogenannten Kapsularbalken in Verbindung treten. Von diesem Augenblicke an finden in der Wandung der Blutgefässe höchst interessante Veränderungen statt. Namentlich theils in demjenigen Bindegewebe, welches die Arterie von der Kapsel erhalten hat, theils aber auch in der eigenen Adventitia des Gefässes häuft sich alsbald eine grosse Menge von Leukocyten an, die die Bündel des Bindegewebes lockern und dasselbe in adenoide Substanz umwandeln. Ich möchte betonen und einige Beweise dafür anführen, dass die adenoiden Scheiden der Arterie oder die sogenannten Malpighi'schen Körperchen secundäre Bildungen sind, welche sich an der Stelle des vorher schon fertigen, bündeligen Bindegewebes entwickelt haben. In der That, beim aufmerksamen Studium der Verhältnisse der adenoiden Scheiden zu ihren arteriellen Gefässen, ist es nicht schwer zu ersehen, dass die Lockerung der Gefässwandung stets von aussen nach innen einhergeht und dass dabei an den Arterien von verhältnissmässig kleinem Kaliber diese Lockerung bis hart an die Muskelschicht fortschreitet, so dass von dem früheren bündeligen Bindegewebe keine Spur übrig bleibt. Dagegen ist in den Scheiden der Arterien von verhältnissmässig grossem Kaliber die adenoide Umwandlung der Adventitia niemals eine vollständige und ein gewisser Theil des bündelförmigen Bindegewebes bleibt in der Nähe der Muskelschicht der Arterie erhalten, desgleichen auch an den peripherischen Theilen der Malpighi'schen Körperchen.

Höchst interessant ist hier der Umstand, dass bei Zerfaserung des faserigen Gewebes nicht nur diese morphologischen Veränderungen, sondern auch chemische Veränderungen des Gewebes stattfinden. Es ist schon längst bekannt, dass das Reticulum der adenoiden Substanz beim Kochen keinen Leim giebt. Diese Eigenthümlichkeit der Bindegewebsfasern der adenoiden Substanz findet sich nicht nur an den Stellen, wo sich die adenoide Substanz an Stelle des embryonalen Gewebes primär entwickelt hat, sondern auch an jenen, wie in unserem Falle, wo sich die adenoide Substanz schon an Stelle des bereits fertigen

Bindegewebes setzt. Dass der Bestand der Fäden in den Malpighi'schen Körperchen der Milz eine mehr oder weniger bedeutende chemische Veränderung unter dem Einflusse der obengenannten Umwandlung in adenoide Substanz erleidet, ist ebenfalls aus dem Verhalten dieser Fäden zu den Farbstoffen zu ersehen. Wie es scheint, verlieren die Fäden der adenoiden Substanz je nach dem Grade der Umwandlung des faserigen Gewebes in dieselbe ihre Fähigkeit, Farben zu absorbiren, wenigstens unter den Bedingungen, bei welchen sich die Zwischensubstanz im Bindegewebe leicht färbt. Dank diesem Umstande kann das Vorhandensein des faserigen Bindegewebes sehr leicht entdeckt werden. So z. B. zu diesem Zwecke könnte ich empfehlen Rubin-S. oder Anilinblau. Diese beiden Stoffe müssen in Spirituslösung angewandt werden, oder auch etwas angesäuert mit Essigsäure (1 Tropfen auf 100 ccm).

Für den Umstand, dass die Malpighi'schen Körperchen secundäre Bildungen sind, spricht auch das constante Vorhandensein von dünnsten elastischen Fasern in denselben, worauf schon oben hingewiesen wurde. Das Vorhandensein der elastischen Substanz in den Malpighi'schen Körperchen darf man nicht anders betrachten, als einen Rest von dem früher hier gewesenen faserigen Bindegewebe.

Beim Studium der adenoiden Scheiden hatte ich einmal die Gelegenheit, dieselben Verhältnisse, die wir in der Milz antreffen, auch in dem dieses Organ bekleidenden Peritonealüberzuge zu beobachten. Ein Theil desselben erleidet eine adenoide Umwandlung, und seine Arterien erhalten adenoide Scheiden, eben solche Malpighi'sche Körperchen, wie in der Milz selbst, und sogar mit secundären Knoten. Eine solche Stelle ist von mir auf den Abbildungen angegeben (Fig. 4 und 5). In diesen Fällen ist die Kapsel nicht selten, vielleicht auch immer, stellenweise vernichtet und ist das Gewebe des veränderten Peritonealüberzuges ohne scharfe Grenzen organisch mit dem Milzparenchym verbunden. Derartige Erscheinungen stellen übrigens vom Standpunkte der Entwicklungsgeschichte aus nichts Wunderbares vor.

Die Arterien senden auf der ganzen Strecke, so lange sie noch von der adenoiden Scheide umgeben werden, dieser letzteren zahlreiche Aeste. Wir wissen auf Grund schon längst festgestellter Beobachtungen, dass diese Aeste sehr bald in Kapillaren

zerfallen, welche hier mehr oder weniger dichte Netze bilden, jedoch stets die Richtung vom Centrum zur Peripherie beibehalten. Als eine höchst characteristische Eigenthümlichkeit der Kapillarnetze der adenoiden Scheide muss angesehen werden, dass die Endkapillaren stets die Grenzen der adenoiden Scheide überschreiten und folglich sich in derselben niemals Venenwurzeln bilden. Stellen wir uns vor, dass die Arterie hart bis an ihre letzten Verästelungen von der adenoiden Scheide bedeckt werde, so wird uns die höchst interessante Thatsache begreiflich, und namentlich, dass die zuführende Arterie der Milz ihren ganzen Vorrath an Sauerstoff den Elementen der adenoiden Scheide abgiebt, und dass in die Milzpulpa das Blut schon mit venösem Character kommt. Gegenwärtig können wir die physiologische Bedeutung solcher Verhältnisse noch nicht bestimmen, doch jene Thatsache, dass diese Verhältnisse für alle Thiere constant sind, spricht nach unserer Meinung für ihre Wichtigkeit.

Die in der adenoiden Scheide gelegenen Kapillaren zeigen in anatomischer Hinsicht im Vergleiche mit anderen Organen keine Eigenthümlichkeiten. Ihrem Kaliber nach gehören sie zu den dünnsten Kapillaren; allein ihre Wandung ist so fest, dass die Injectionsmasse bei der künstlichen Füllung der Milzgefässe die Grenzen der Kapillargefässe nicht überschreitet, weshalb auch die Injectionen der Kapillarnetze der adenoiden Scheide sehr leicht gelingen. Die Endkapillaren, welche in die Milzpulpa eingedrungen sind, münden frei in die Zwischenräume dieser letzteren, und besitzen alle ohne Ausnahme die sogenannten Kapillarhülsen.

Die adenoide Scheide bekleidet, wie schon oben erwähnt wurde, die Arterie zusammen mit ihren Verästelungen bis an die Endigungen. Wie schon Billroth festgestellt hat, zerfällt die Arterie am peripherischen Ende pinselförmig in mehrere Aeste, den sogenannten Penicillus. Bemerkenswerth ist, dass die frei in der Milzpulpa einhergehenden Endigungen stets einen mehr oder weniger geschlängelten Verlauf haben. Bei manchen Thieren, so z. B. der Katze, scheinen die Endigungen der Arterie sehr lang zu sein und sind stark geschlängelt; ich selbst habe wenigstens solchen geschlängelten Verlauf, wie ich ihn an der Katzenmilz beobachtete, bei keinem anderen Thiere gesehen. Zuweilen kommt

es zur Bildung eines echten Knäuels. Die Endzweige verlieren bald ihre Wandung und werden zu Kapillaren, die frei in die Milzpulpa münden. Auf diesen letzteren sitzt stets eine Kapillarhülse, wie das vor kurzem Hoyer's Beobachtungen constatirten, mit welchen auch die unsrigen vollkommen übereinstimmen. Es muss bemerkt werden, dass die Endkapillaren, sowohl die vom Penicillus, als auch die von den Kapillarnetzen der adenoiden Scheide herstammenden, ihrem Baue nach sich bedeutend von den Kapillaren anderer Organe unterscheiden. Ihr Endothel besteht aus saftigen protoplasmatischen Zellen, die mit einem grossen scharf begrenzten Kerne versehen sind; derselbe ist, wie auch die ganze Zelle, in der Richtung der Blutgefässe ausgezogen. Das Lumen der Kapillaren ist an fixirten Präparaten immer kleiner, als der Durchmesser eines farbigen Blutkörperchens. Uebrigens erweitert sich das Endkapillargefäss sehr häufig bald, nachdem es aus seiner Hülse herausgetreten ist; die Wandung desselben wird ausserordentlich dünn, und das Endothel erhält sein gewöhnliches Aussehen einer dünnen durchsichtigen Membran. Die Endothelzellen der Endkapillaren haben ein so characteristisches Aussehen, dass sie von einigen Autoren als besondere Milzzellen beschrieben worden sind (Schenk). Doch haben schon W. Krause und in letzterer Zeit Hoyer gezeigt, dass diese Elemente dem Endothel der Blutkapillaren angehören. Ich muss darauf hinweisen, dass dieselben Elemente von Kölliker[1]) bereits viele Jahre vorher beobachtet und vollkommen richtig beschrieben worden sind. Wie wir später sehen werden, kann man gerade solche Elemente auch in den Anfangstheilen des abführenden Venensystems finden, obgleich sich der allgemeine Character der Kapillaren dieses letzteren bedeutend von den Endkapillaren der Arterien unterscheidet. Wir haben oben erwähnt, dass sich die Endkapillaren nicht selten an ihrem Ende trichterförmig erweitern. Freilich ergiesst sich das von ihnen herbeigeführte Blut frei in die Zwischenräume der Milzpulpa. Dabei giebt es Fälle, wo man die Kapillarwandung noch auf verhältnissmässig grosse Strecken verfolgen kann; diese Wandung erscheint jedoch nicht ununterbrochen, sondern ist mit

1) Kölliker, Gewebelehre 1865.

einer grösseren oder geringeren Menge von Oeffnungen versehen, wie das die beigelegte Abbildung zeigt (Fig. 8).

Kapillarhülsen.

Die arteriellen Endkapillaren der Milz sind mit besonderen characteristischen Bildungen versehen, die zuerst von Schweigger-Seidel entdeckt worden sind und „Kapillarhülsen" genannt werden. Diese Bildungen sind bei verschiedenen Thieren ungleich entwickelt, sind aber, wie es scheint, bei allen vorhanden, den Menschen nicht ausgenommen.

Bevor ich zur Beschreibung des Baues dieser Bildungen übergehe, möchte ich eine kleine Bemerkung über die Benennung selbst machen. Dass die diesen Bildungen beigelegte Benennung ganz umfassend gewählt sei, wird kaum Niemand in Abrede stellen wollen. Freilich ist die Benennung die Hauptsache nicht, und mit einem jeden Namen könnte man sich ja zufrieden stellen lassen, da ein treffender schwer zu finden ist; doch im vorliegenden Falle würde es viel richtiger sein, wenn man zu Ehren eines so bewährten Gelehrten, wie das Schweigger-Seidel ist, die von ihm entdeckten Bildungen nach seinem Namen benenne, und weiter hin werde ich ihnen die Benennung „Schweigger-Seidel'sche Körperchen" beilegen. Ein jedes dieser Körperchen besteht aus zwei Theilen: 1) einem sehr dünnen Netze, das dem Anscheine nach an der Kapillarwandung beginnt und an der Peripherie, wie das leicht zu beobachten ist, unmittelbar in das Reticulum der Milzpulpa übergeht, und 2) aus Zellelementen, deren Character bis jetzt noch nicht festgestellt worden ist. Was das Netz des Schweigger-Seidel'schen Körperchens betrifft, so kann man kaum daran zweifeln, dass dasselbe einen Theil des ganzen Skelets des Milzparenchyms darstellt und sich vom übrigen Reticulum nur durch die Dichtigkeit seiner Maschen und vielleicht durch die Dünne seiner Fäden unterscheiden lässt. Unmittelbar an der Peripherie des Kapillargefässes umspannen die letzteren dasselbe fest mit dünnen Ringen, wie das von Henle für die Venenkapillaren beschrieben worden ist. Was die Zellelemente der Schweigger-Seidel'schen Körperchen anbelangt, so müssen wir sie etwas näher betrachten. Zuvörderst müssen wir constatiren, dass diese Elemente fest aneinander anliegen, so dass ihre Grenzen in der That höchst schwer zu

bestimmen sind. Hiermit lässt sich selbstverständlich auch jene etwas sonderbare Erscheinung erklären, dass der Bau einer für die Untersuchung so zugänglichen Bildung noch nicht vollkommen bekannt ist. Zwar wissen wir aus den Literaturangaben, dass Sokolow und Kyber diese Elemente für Leukocyten halten, doch wird diese Ansicht auf die entschiedenste Weise von Hoyer bestritten. Dieser Autor weist darauf hin, dass wenigstens beim Hunde und bei der Katze in den Schweigger-Seidel'schen Körperchen Kerne zerstreut sind, die eher den Kernen der Bindegewebezellen, als den Leukocytenkernen gleichen [1]). Ich muss eingestehen, dass das Studium des Zellbestandes der Schweigger-Seidel'schen Körperchen mit fast unüberwindlichen Schwierigkeiten verbunden ist. Wenigstens an dünnen Milzschnitten, die nach der Doppelfärbungsmethode gut tingirt sind, gelingt es sogar bei den stärksten Vergrösserungen nicht, die Grenzen der einzelnen Zellen zu bestimmen. Bei meinen Untersuchungen benutzte ich zu diesem Zwecke Apochromat-Oelimmersion von Zeiss (1,5 mm Brennweite); auch dieses vorzügliche Objectiv hat mir nicht gestattet, den Zellbestand der Schweigger-Seidel'schen Körperchen aufzuklären, jedoch nur beim Hunde und bei der Katze. Es ist wahr, dass diese Körperchen wirklich aus Zellelementen bestehen; das geht wenigstens ganz klar hervor und daran zweifeln die anderen Autoren auch nicht. Kerne waren deutlich zu sehen und nach ihrer Anordnung war es sogar möglich, die Form und die Anordnung der Zellelemente zu errathen; allein die Zellgrenzen entgingen stets der Beobachtung. Letzterer Zeit hatte ich die Gelegenheit, die Milz eines kleinen Säugethieres, Putorius vulgaris zu untersuchen. Es erwies sich, dass für die Lösung der betreffenden Frage dieses Object passender ist, als alle anderen. Der Zellbestand der Schweigger-Seidel'schen Körperchen in der Milz von Putorius vulgaris lässt sich sehr leicht bestimmen. Wie aus der beigelegten Abbildung (Fig. 7) zu ersehen ist, liegen in den Maschen eines Stromanetzes dieselben Zellelemente, welche auch die Maschen der Milzpulpa ausfüllen. Wenn es überhaupt möglich ist, die Milzelemente für Leukocyten zu halten,

---

1) Hoyer, Ueber d. Bau der Milz. Morphol. Arbeiten, Bd. III, H. II, S. 272.

so müssen auch die Elemente der Schweigger-Seidel'schen Körperchen zu den Zellen dieser Art gerechnet werden. Folglich muss ich auf die entschiedenste Weise die Ansicht Kyber's und Sokolow's unterstützen, die den Bestand der Schweigger-Seidel'schen Körperchen namentlich von diesem Standpunkte aus betrachten, ungeachtet dessen, dass letzterer Zeit, wie schon oben erwähnt, diese Ansicht von Hoyer bestritten wird. Nochmals wiederhole ich, dass die Präparate von der Milz des Putorius vulgaris die schlagendsten Beweise für die Richtigkeit meiner Ansicht liefern. In den Schweigger-Seidel'schen Körperchen wurden von einigen Autoren nicht wenig interessante Eigenthümlichkeiten beschrieben. So z. B. beschreibt Bannwarth dünne Gänge, welche die Schweigger-Seidel'schen Körperchen durchbohren und farbige Blutelemente enthalten[1]). Der Autor hält sie offenbar für constante präformirte Bildungen. Ich hatte ebenfalls Gelegenheit, die von Bannwarth beschriebenen dünnen Gänge zu beobachten und namentlich in der Katzenmilz, so dass ich meinerseits Bannwarth's Beobachtungen bestätigen könnte, doch auf Grund dessen, was ich überhaupt in dieser Hinsicht gesehen, bin ich zur Ueberzeugung gekommen, dass die dünnen Gänge in den Schweigger-Seidel'schen Körperchen zufällige Bildungen sind, und dass sie schwerlich mit dem Lumen des Kapillargefässes, auf dem das betreffende Körperchen sitzt, in Verbindung stehen. Die Frage über den Bau der Schweigger-Seidel'schen Körperchen oder, wie sie die Autoren nennen, Kapillarhülsen, beendigend, möchte ich eine Beobachtung mittheilen, die ich nur an einer Hundemilz gemacht habe. Wenn sich diese Beobachtung bei den künftigen Untersuchungen bestätigen sollte, würde sie freilich ihre Bedeutung haben, wenn nicht für die physiologische Verrichtung der Milz überhaupt, so doch wenigstens für die Kenntniss von der Thätigkeit der Zellen der in Frage stehenden Körperchen. Ich bemerkte nämlich einmal an den Präparaten der Hundemilz, welche in meiner Lösung gut fixirt waren, dass in den Zellelementen der Schweigger-Seidel'schen Körperchen je ein Korn in jeder Zelle lag, welches sich unmittelbar

---

1) Bannwarth, Untersuchungen über d. Milz. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 38, S. 406.

an einem der Kernpole fand. Diese Körner, die nicht kleiner sind als das Kernkörperchen, färben sich sehr stark mit Rubin-S. Sie stellten eine so characteristische Eigenthümlichkeit der Elemente der Schweigger-Seidel'schen Körperchen dar, dass ich nach ihrer Anwesenheit die Kapillarhülsen bei schwachen Vergrösserungen erkennen konnte. Niemals habe ich Gelegenheit gehabt, diese Körner in anderen Zellen zu beobachten. Ohne mich über die Frage nach diesen Körnern endgültig zu entscheiden, bin ich nichtsdestoweniger geneigt, sie für die sogenannten Attractionssphären in ihrem Ruhestande zu halten. Das einzige, was einer solchen Erklärung etwa widersprechen könnte, ist der Umstand, das die betreffenden Körnchen ausschliesslich in den Elementen der Schweigger-Seidel'schen Körperchen gelegen waren.

Wir haben bereits erwähnt, dass alle Kapillaren nach Austritt aus den Schweigger-Seidel'schen Körperchen frei in die Milzpulpa münden; dabei können sie noch eine Strecke weit in derselben einherziehen, sich mehr oder minder bedeutend erweitern oder den Charakter durchlöcherter Gefässe annehmen. Auf diese Weise stellen wir uns in die Reihe der Vertheidiger eines offenen Blutcirculationssystems der Milz im Sinne W. Müllers. Ausserdem, was schon oben gesagt ist, werden wir noch einige Beweise zu Gunsten dieser Ansicht anführen. Dass die Blutelemente frei in die Milzpulpa gelangen, wissen wir schon längst. Ihr beständiges Vorhandensein in der Milzpulpa lässt daran keinen Zweifel übrig. Doch kann man diesen Umstand nur dann für bewiesen halten, wenn der Vorgang des Heraustretens der Blutelemente aus dem Gefässe von den Beobachtern direct wahrgenommen worden ist. Auf der von mir angeführten Abbildung ist der Moment photographirt, wo durch eine Oeffnung in der Kapillarwandung in die Milzpulpa ein Leukocyt und zwei farbige Blutelemente gleichzeitig eindringen (Fig. 8). Wenn wir die Milz im natürlichen Füllungszustande untersuchen, wie das z. B. Sokolow gethan, so ist es nicht schwer, Stellen aufzufinden, welche das originelle Milzsystem gut illustriren. Eine solche Stelle ist auf unserer Zeichnung abgebildet (Fig. 9), wo auch ein Blutgefäss photographirt ist, das einen Seitenast entsendet, welcher sich sehr bald trichterförmig erweitert und seinen Inhalt frei in die Milzpulpa ergiesst. Ausser

der unmittelbaren Beobachtung über den Bau der Milz ist es möglich, Beweise, wenigstens für die Möglichkeit ähnlicher Verhältnisse, bei den Untersuchungen niederer Thiere zu finden. In dieser Beziehung muss ich zuvörderst auf die Forschungen unseres berühmten Akademikers A. O. Kovalevsky hinweisen, der der erste war, welcher eine Milz bei den Mollusken annahm[1]; auch in diesem Organe bespült das Blut gleichfalls unmittelbar die Gewebeelemente.

Alles, was oben über die Endigungen der arteriellen Kapillaren gesagt worden ist, kann bei dem gegenwärtigen Stande der mikroskopischen Untersuchungstechnik leicht nachgeprüft werden. Man muss sich blindlings der im Voraus angenommenen Idee von einem geschlossenen Blutcirculationssystem ergeben, um die fast unbestreitbaren Daten zu widerlegen, die schon von vielen Beobachtern zu Gunsten der Lehre von W. Müller angeführt wurden. Nichtsdestoweniger giebt es noch heutigen Tages Forscher, welche in der Milz einen eben solchen unmittelbaren Uebergang der Arterien in Venen, wie auch in anderen Organen, annehmen (Lawdowsky, Sokolow, Thoma). Uebrigens braucht man sich über diesen Umstand nicht zu wundern, denn ungeachtet der zahlreichen Untersuchungen müssen wir nichtsdestoweniger zugeben, dass die Frage über das Blutcirculationssystem der Milz noch lange nicht vollständig klar gelegt ist. Wir können es nicht bestimmt sagen, ob die arteriellen Kapillaren wirklich dort endigen, wo sich ihr Inhalt in die Milzpulpa ergiesst. An der Milz von kleinen Thieren, wie z. B. des Putorius vulgaris, kann man beobachten, dass vom Ende eines arteriellen Kapillargefässes eine dünne nicht ununterbrochene Wandung bis zu einer weiten Kapillarvene hinzieht. Auf solche Weise sind bei diesem Thiere dem Anscheine nach Verhältnisse vorhanden, wenngleich auch eines offenen Blutcirculationssystems, dennoch eines solchen, wo der Zusammenhang der Arterie mit der Vene direct verfolgt werden kann. Meine Untersuchungen über die Milz des Putorius vulgaris sind noch nicht beendigt und für die letzte Beobachtung kann ich noch nicht aufkommen. Zum Schlusse der Frage über den Uebergang der Arterien in die Venen muss ich bemerken,

1) A. O. Kovalevsky, Sur la rate des mollusques chemoires de la Société des Naturalistes de la nouvelle Russie. T. XV.

dass, wenn wir auch die Existenz eines offenen Blutcirculationssystems feststellen, uns noch übrig bleibt, eine vielleicht nicht minder wichtige Frage zu erörtern, nämlich wie solche originelle Verhältnisse entstanden seien. Ich glaube meinerseits, dass die Entscheidung dieser Frage auf dem Wege entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen am leichtesten unser Bedenken wegen der Art und Weise der Blutcirculation der Milz beseitigen könnte.

Gehen wir zur Beschreibung des Venensystems der Milz über.

Die ersten Anfänge der Venen oder die sogenannten Venenkapillaren sind ebenfalls, wie die arteriellen, in die Milzpulpa geöffnet. An den Stellen ihres Ursprungs besitzen sie nicht selten eine nicht ununterbrochene Wandung, d. h. haben den Charakter von durchlöcherten Gefässen; ihre Wandung besteht ausschliesslich aus Endothelzellen. An Querschnitten kann man häufig sehen, dass die Kerne dieser letzteren in das Gefässlumen hineinragen; das ist freilich nur dann der Fall, wenn die Kapillaren nicht gedehnt sind. Wir erwähnten bereits oben, dass die grossen protoplasmatischen Zellen, die nicht selten mit einem hervorragenden Kerne versehen sind, schon längst von Kölliker und vor kurzem von Hoyer[1]) beschrieben worden sind. Diese beiden Forscher, wie auch die meisten Autoren, halten sie mit Recht für das Endothel der Blutkapillaren, besonders aber der Venenanfänge. Nach unserer Meinung besitzen die Venenkapillaren keine irgend welche andere Haut; jedoch wird ihre Wandung von Seiten des Reticulums der Milzpulpa gestützt. Schon Henle beschrieb wie bemerkt, eine höchst charakteristische Anordnung des Milzgrundgewebes um die Venenkapillaren in Form von Ringen, die die Blutgefässe quer umgeben. Diese Beziehungen des Reticulums der Milzpulpa zu den Venenkapillaren waren für den Menschen angegeben und sind in neuester Zeit von Hoyer bestätigt worden, der in seiner Arbeit uns eine genaue und getreue Abbildung giebt. Was die Hunde- und Katzenmilz anbelangt, so sagt Hoyer, dass die Gefässe von einem dünnen und dichten Netze umgeben sind, das jedoch nicht das charakteristische Aussehen jener Henle'schen Ringe hat, welche wir in der Milz des Menschen antreffen[1]). Derselben Meinung ist auch Bannwarth.

---

1) Hoyer, l. c. p. 275.

Unsere eigenen Beobachtungen haben etwas andere Resultate geliefert, und namentlich in der Milz der obengenannten Thiere fanden wir ganz dieselben Verhältnisse des Reticulums der Milzpulpa zu den Venenkapillaren, wie das von Hoyer für die Menschenmilz beschrieben worden ist. An den Längsschnitten der Venenkapillaren ist es sehr leicht, die charakteristischen Henle'schen Ringe zu unterscheiden (Fig. 10); dieselben anastomosiren miteinander mittelst schräg verlaufender Fäden und sind ebenfalls unmittelbar mit dem Reticulum der Milzpulpa verbunden. Freilich ist dieses ganze Gerüst bei diesen Thieren viel dünner, als beim Menschen und ist auch weniger leicht zu untersuchen. Um dasselbe nachzuweisen, benutzte ich das in Aether sulfuric. gelöste Magdalaroth. Uebrigens können in dieser Hinsicht die Tinctionen mit Bordeaux, Rubin-S. und Anilinblau in Spirituslösungen gute Resultate liefern, doch darf man nicht vergessen, dass die Färbung nicht stark sei, oder besser gesagt, die Präparate vollkommen gefärbt sein müssen.

Die Venenkapillaren sind bei den verschiedenen Thieren ungleich angeordnet. Bei manchen, wie z. B. beim Hunde, beim Huhn, Kaninchen und dem Menschen, wie das noch Billroth gezeigt hat, bilden die Venenkapillaren ein mehr oder minder dichtes Geflecht, von wo aus sich die venösen Stämmchen in verhältnissmässig grössere Venenäste ergiessen [1]). Bei anderen Thieren, wie z. B. bei der Katze, worauf letzterer Zeit Bannwarth und Hoyer hingewiesen haben, ist ein solches Geflecht nicht vorhanden und die Venenkapillaren fliessen ohne Anastomose zu Venenästen zusammen [2]). Das Venengeflecht bei Hunden habe ich schon bei meinen früher angestellten Untersuchungen beobachtet, die in dieser Hinsicht die Beobachtungen Billroths vollkommen bestätigen. Ich muss bemerken, dass Hoyer, die Literaturangaben in Bezug auf diese Frage anführend, die Resultate meiner Beobachtungen falsch wiedergiebt, und das freilich nur deshalb, weil er sich eines nicht vollkommen genauen Referates meiner Arbeit bedient hat. Aus demselben Grunde schreibt er mir die Schilderung von Venen zu, welche um die arteriellen

---

1) Billroth, Zeitsch. f. wiss. Zoologie. Bd. XI, 1862, S. 331.
2) Hoyer, l. c. p. 273.

Scheiden herumziehen, welches ich niemals beobachtet und niemals publicirt habe.

Dem Bezirk der Venenkapillaren folgen die abführenden Venenstämmchen, deren Wandung einen complicirteren Bau aufweist. Bei Hunden und Katzen und vielleicht auch bei allen anderen Thieren, die eine stark entwickelte Milzmuskulatur besitzen, erreicht die Wandung der Venen niemals eine bedeutende Entwicklung. Die abführenden Venenstämmchen, die einen nur sehr dünnen bindegewebigen Ueberzug erhalten haben, werden sehr bald von Längsmuskelbündeln umringt; die letzteren bilden für sie eine sehr starke Wandung, mit welcher die eigentliche Wandung des venösen Gefässes sehr fest verwächst. Je nach dem Grade der Vereinigung von Venen und folglich der Vergrösserung ihres Lumens verstärkt sich die eigentliche Wandung der Venen sehr wenig, auf jeden Fall weit weniger, als die dieselbe umgebende muskulöse Scheide. Bis zum Austritte aus dem Organe ist die Venenwandung fest mit ihrer Scheide verwachsen. Hieraus folgt eine höchst interessante Thatsache, die von allen neuesten Autoren festgestellt wird, dass nämlich die Milzvenen, wenn man sich so ausdrücken darf, unselbstständig sind, so lange sie noch im Milzparenchym verlaufen, und dass ihr Lumen stets von der Verengerung oder Erweiterung der sie umgebenden Scheiden abhängt. Solch ein origineller Bau der Venen ist leicht begreiflich und natürlich bei der Existenz eines offenen Bluteirculationssystems, denn er ermöglicht im Falle der Nothwendigkeit eine ausserordentlich schnelle Befreiung der Milzpulpa von dem sie erfüllenden Blute.

Auf ihrem Wege können die jetzt schon in Muskelscheiden eingeschlossenen Venen breite venöse Kapillaren aufnehmen, und das ist der Fall bei Venen jeglichen Kalibers fast bis zu ihrem Austritte aus dem Organe. Es ist bemerkenswerth, dass man bei der Einmündung eines Kapillargefässes in die Vene fast immer die Befestigung von Trabekeln an die Venenscheide beobachten kann, wie das z. B. auf der beigelegten Abbildung zu sehen ist (Fig. 11). Die Bedeutung eines solchen Trabekels ist klar. Im Momente der Zusammenziehung desselben wird sich der Inhalt der Kapillargefässe frei in das betreffende venöse Gefäss ergiessen.

Zum Schlusse halte ich es nicht für uninteressant, zu bemerken, dass die venösen Kapillaren zuweilen die Kapsel durchbohren und in die Venen des Peritonealüberzuges einmünden, wie das auf unserer Abbildung wieder gegeben ist (Fig. 1.).

September 1895.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXV und XXXVI.

Tafel XXXV.

Fig. 1. Hundemilz. Muskulatur der Kapsel. *a* feinwandige Vene, die die Kapsel durchbohrt. Apochrom. 3 mm Brw.

Fig. 2. Hundemilz. Elastische Netze der Kapsel. Apochr. 3 mm Brw.

Fig. 3. Katzenmilz. Elastische Netze der Kapsel. Apochr. 3 mm Brw.

Fig. 4. Hundemilz. Bei *a* die adenoide Umwandlung des Peritonealüberzuges. Projections-Objectiv von C. Zeiss, 35 mm Brw.

Fig. 5. Die Stelle *a* der Fig. 4 bei der starken Vergrösserung. Apochr. 4 mm Brw.

Fig. 6. Aus der Hundemilz. Im Centrum Endkapillargefäss mit nicht unterbrochener Wand. Apochr. 2 mm Brw.

Tafel XXXVI.

Fig. 7. Milz von Putorius vulg. Eine zerzupfte Kapillarhülse. Apochr. 3 mm Brw.

Fig. 8. Hundemilz. Im Centrum gehen zwei rothe Blutkörperchen und ein Leukocyt zwischen den Endothelzellen der Endkapillare hindurch. Apochr. 2 mm Brw.

Fig. 9. Hundemilz. Im Centrum giebt ein Seitenast einer Endkapillare seinen Inhalt frei in die Pulpa ab. Apochr. 4 mm Brw.

Fig. 10. Hundemilz. *a* ein kleiner Theil des Venenplexus. Henle-sche Ringe sind quergeschnitten. Apochr. 1,5 mm Brw.

Fig. 11. Hundemilz. Milztrabekeln mit Anheftung an die Venen. Apochr. 3 mm Brw.

Zur Mechanik der Zelltheilung.

Von

W. Flemming in Kiel.

Mit 4 Figuren im Text.

In der interessanten Abhandlung Drüner's[1]) ist ein Punkt meiner früher in diesem Archiv erschienenen Arbeit[2]) angegriffen worden. Ich hatte dort gesagt, dass nach van Beneden's und Boveri's Befunden angenommen werden könne, das Auseinanderweichen der Pole sei bedingt durch eine centrifugale Verkürzung der Polstrahlen, speciell derer der Antipodenkegel. Drüner bemerkt dagegen — und dies ganz mit Recht — dass van Beneden's und Boveri's Angaben sich nur auf die Wirkung der Polstrahlen im Monasterstadium und den folgenden beziehen, die vorherigen Phasen aber, die ich im Auge hatte, von ihnen nicht behandelt seien. Er wendet sich ferner gegen meine Anschauung, nach welcher ein Zug der Polradien bei der Auseinanderbewegung der Pole wirksam ist, indem er dagegen anführt, dass beim Ascarisei der Abstand der Pole von den Insertionspunkten der Cônes antipodes am Zellenumfang grösser, statt kleiner werde; und dass bei Zellen des Salamanders ebenso alle Polarstrahlen bis zum Monasterstadium an Länge wachsen und in diesem die grösste Länge und Ausbildung erreichen, dass ferner bei letzteren Zellen eine Verbindung der Polradien mit der Zellmembran fehle oder inconstant sei. Er führt weiter seine eigene Ansicht dahin aus, dass die Centralspindel in der Art eines Stützorganes fungire, welches durch die wachsende Spannung seiner Fasern die Pole auseinanderdrängt.

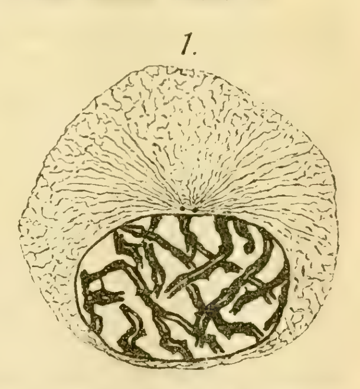
Drüner ist insofern ohne Zweifel im Recht, als mein Ausdruck „centrifugale Verkürzung der Polstrahlen“ nicht

1) Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., B. 29. N. F. 22, p. 271.

2) Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikrosk. Anat. 1891.

exact und ein lapsus calami war. Ich hätte statt dessen sagen sollen: „Anspannung". Denn es ist richtig, dass van Beneden und Boveri eine Verkürzung der Polstrahlen nicht in Rechnung gestellt haben. Der Erstere zeichnet in seinen Figuren 1 und 2 Taf. VI (Fig. 4 hier), nach denen Drüner seine Schemata entworfen hat, die Strahlen, die zum Bereich der Cercles polaires gehen, weder als sich verkürzend, noch allerdings auch so, wie Drüner es wiedergiebt, als sich verlängernd, sondern wie Messung zeigt, als nahezu gleich lang bleibend, während sich die Pole von einander entfernen. Ich hatte es eben als van Beneden's Meinung angenommen, dass die Pole durch den Zug oder Halt, den ihnen diese Fasern geben, gegen die Zellperipherie fixirt werden, und habe dies, wie ich zugebe, in nicht ganz richtiger Weise, in den Ausdruck „Verkürzung" gefasst; während, wie das Folgende zeigt, eine solche Verkürzung zwar vorkommen kann, aber nicht vorzukommen braucht.

Ich muss aber finden, dass meine Annahme, die Pole würden — worauf es ja doch hauptsächlich ankommt — durch Anspannung der Polradien auseinanderbewegt, durch Drüner's Arbeit doch nicht widerlegt ist. Und zwar bestimmen mich dazu besondere Präparate von Spermatocyten aus dem Salamanderhoden[1]), die Meves angefertigt hat und von denen er mir das in Fig. 1 dargestellte freundlich zur Zeichnung überliess. Hier findet man, und zwar durchweg, in Stadien, wo die Pole erst eben auseinanderrücken, massenhafte von diesen ausstrahlende radiäre Fasern, welche grossentheils die Zellperipherie erreichen, oder doch ganz nahe an ihr in die Zellstructur übergehen. Ob letzteres oder ersteres der Fall ist, thut nichts zur Sache; denn ich habe mir ja eben gedacht, dass die Strahlungen gebildet werden, indem das Faserwerk der Zelle, das noch keine bestimmte Anordnung hatte, zu ihnen gestreckt wird. Wenn die schon gestreckten Fasern mit noch ungestreckten Portionen



1) Behandlung: Hermann'sche Lösung, Eisenhämatoxylin.

dieses Faserwerks zusammenhängen, so kann das in Bezug auf eine Bewegung der Centrosomen ganz denselben Effect haben, als ob vollständig gestreckte Fasern bis zum Umfang der Zelle vorlägen, in Anbetracht, dass es sich bei der Ortsverschiebung der Centrosomen doch anscheinend um recht leichtbewegliche Dinge und geringe Widerstände handelt. Ich betone also, dass es für meine Anschauung gar nicht darauf ankommt, ob eine Faser, wie Drüner es ausdrückt, mit der Zellmembran[1]) in Verbindung steht, oder ob sie sich mehr oder weniger entfernt von dieser in das Fadenwerk des Zellleibes vertheilt.

Für die radiären Fasern nun, die man in meiner Fig. 1 hier von den Centrosomen ausstrahlen sieht, ist es ganz klar, dass sie sich im Weiteren nicht verlängern, sondern verkürzen werden; denn sie nehmen ja schon in dem Anfangsstadium, das die Figur zeigt, ziemlich den halben Zellendurchmesser ein.

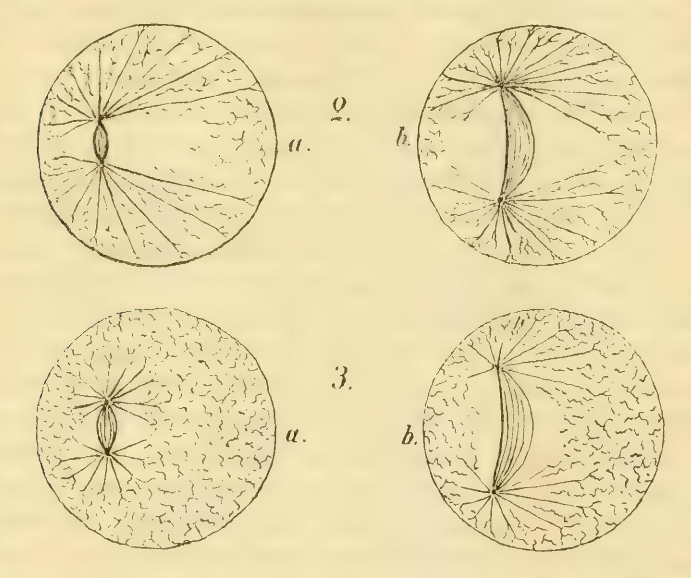
In den sämmtlichen von Drüner gegebenen Bildern der betreffenden Stadien[2]) sind nur sehr kurze, wenig in die Zellsubstanz reichende Polradien dargestellt. Dies beruht zum Theil darauf, dass Drüner hauptsächlich die kleineren Spermatogonien untersucht hat, an denen in der That die Polstrahlungen etwas unscheinbarer sind als an den Spermatocyten; obwohl wir sie an Meves Präparaten auch an jenen Zellen sehr viel ausgedehnter finden, als Drüner sie zeichnet, und in manchen Fällen sie in denselben Anfangsstadien, denen diese Zeichnungen entsprechen, sogar den Zellumfang erreichen sehen. Man wird danach denken müssen, dass Drüner's Methoden, so Vorzügliches sie sonst leisten, in diesem Punkte etwas im Stich gelassen haben. Aber wenn ich einmal annehmen will, es verhielte sich ganz so wie es seine Abbildungen zeigen und es wäre bei diesen Zellen in der That in jenen Anfangsstadien nur eine so kurze Polstrahlung vorhanden, so würde dies nichts zur Sache thun. Denn ich wiederhole, dass es für meine Anschauung nicht von Belang ist, ob eine Polfaser den Zellumfang erreicht oder nicht, ja ich gebe völlig zu, dass sie auch im Anfang kürzer, und später, wenn

1) Eine Zellmembran im eigentlichen Wortsinne möchte ich bei diesen Zellen nicht annehmen.

2) Mit Ausnahme von Fig. 44, 47 und 48, Taf. VII; dies sind Spermatocyten und zeigen recht lang entwickelte Polradien.

sie mehr Zellfadenwerk in sich hinein annectirt hat, länger sein kann; deshalb kann sie doch während dieses ihres Wachsens einen Zug an dem Polkörperchen geübt haben.

Die Schemata Fig. 2 und 3 zeigen, wie ich mir die Sache ungefähr denke. In Fig. 2 entspricht *a* der Fig. 1, *b* dem Zustand, der auf diese folgt: hier sind aus dem Mitom der Zelle neue Radien hinzugebildet worden, die schon vorhandenen wie die neuen haben sich verkürzt und dadurch sind die Pole auseinanderbewegt. Fig. 3 zeigt eine Zelle, wie die von D r ü n e r untersuchten kleinen Spermatogonien, in der Annahme gezeichnet, dass diese Zellen wirklich anfangs so kurze Polstrahlungen hätten, wie



es seinen Abbildungen entspricht; diese in *a* ganz kurzen Strahlen haben sich in *b*, wie hier wenigstens angenommen ist, sogar verlängert, indem das Mitom sich zu ihnen umgestaltete; darum können sie aber doch an den Polen gezogen haben.

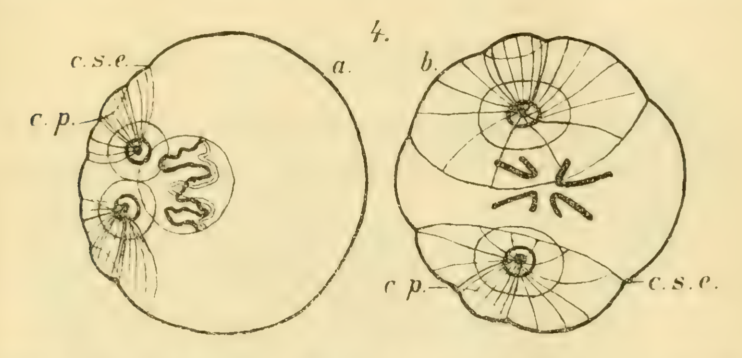
D r ü n e r hat gegen meine Anschauung geltend gemacht, dass bei der Mitose der Follikelzellen durch die Spitzen der Spindel oft der Zellumfang sogar nach Aussen aufgetrieben wird, und sieht darin ein Zeichen, dass auf die Pole und ihre Entfernung von einander kein Zug wirken können, dass sie vielmehr selbst auf den Zellumfang einen Druck ausüben. Beschreibung und Abbildungen beziehen sich jedoch hier auf das

Monasterstadiums, in dem es so ist, und es wird ausdrücklich gesagt, dass die Polstrahlung bei diesen Zellen nur sehr schwach entwickelt sei. Hierbei ist wohl wenig Aussicht, bei ihnen die früheren Stadien, auf die es ankommt, zu kontrolliren.

Ich kann somit meine Meinung, dass bei der Auseinanderbewegung der Pole die Polradien durch Zug betheiligt sind, bisher nicht widerlegt finden; aber ich behaupte auch nicht, dass sie richtig sein müsse, oder dass, falls man dies annehmen will, sie sich mit Drüner's Anschauung von der Zelltheilungsmechanik nicht in der Hauptsache vertrüge. Seine Auffassung der Centralspindel als Stützorgan, das die Pole von einander stemmt, so neu sie klingt, ist, so viel ich einstweilen sehen kann, mit den zu beobachtenden Dingen in gutem Einklang und geeignet, vieles zu erklären, namentlich die Krümmung und sonstigen Gestaltverhältnisse der Centralspindel, welche durch meine Hypothese keine Erklärung findet; ich bin deshalb gewiss nicht gemeint, seiner Anschauung über die Function der Spindel entgegenzutreten, aber ich sehe bis jetzt nicht, weshalb damit eine richtende und ziehende Mitwirkung der Polstrahlen ausgeschlossen sein muss. Freilich mit der Meinung Drüner's über die Bedeutung dieser Strahlen (wonach dieselben stützende Function haben und dienen sollen, die Pole durch ihr Wachsthum gegen die Zellmembran zu verschieben) wäre dies nicht vereinbar; diese Meinung kann ich jedoch nicht theilen. Sie beruht auf der Annahme, dass alle Polstrahlen sich bis zur Ausbildung des Monasters verlängerten; dies ist aber nicht der Fall, wie als ein Beispiel für viele Fig. 1 hier zeigt: denn hier sind die Polstrahlen im ersten Anfang der Spindelbildung schon länger, als sie in der Monasterform sein können.

In Bezug auf das Ei von Ascaris füge ich zur Vermeidung von Missverständnissen noch eine Bemerkung an. Drüner sagt, „es bedürfe nur eines Blickes auf die Figuren van Beneden's, um festzustellen, dass es die Contraction der Polstrahlung, speciell der cônes antipodes, nicht sein könne, welche die Entfernung der Pole von einander hervorbringe. Denn die Entfernung zwischen den Polen und den jedesmaligen Ansatzpunkten der Cônes antipodes werde immer grösser statt kleiner, und die Bewegung der Pole erfolge in einer ganz anderen Richtung. Wollte man diese auf die Contraction irgendwelcher anderer Fasern

zurückführen, so kämen zunächst die äussersten an die Membran ansetzenden Fasern in Betracht (also die in Fig. 4 *a* nach rechts in den Bereich der cercles subéquatoriaux fallenden); aber auch diese verkürzten sich nicht, sondern verlängerten sich". Drüner hat sich hier eben an den unglücklicherweise von mir gebrauchten Ausdruck „Verkürzung" gehalten, und daraus resultirt das Missverständniss. Allerdings ist in van Beneden's Figuren keine Verkürzung der Fasern der cônes antipodes zu sehen, sondern eine, wenn auch sehr geringfügige Verlängerung, und für die Fasern der cercles subéquatoriaux, die sich nach und nach um die Zelle ausdehnen, ist die letztere selbstverständlich. Aber ich habe mir auch keineswegs gedacht, dass es dieselben



Fasern sind und bleiben, welche in *a* und *b* dem Gebiet des cercle polaire und dem des cercle subéquatorial angehören; sondern, dass sich mit dem Fortschreiten von ersterem zu letzterem Zustand immer neue Radien aus der Zellstructur, dem treillis protoplasmique van Beneden's, herausbilden — wie dies ja schon nach der Massenvermehrung der Polstrahlung annehmbar wird —, dass diese Bildung von Fasern in der Richtung erfolgt, in welcher die Pole auseinandergerückt werden, und dass sie die Bedingung für dies Auseinanderrücken ist oder sein kann, insofern diese Fasern an den Polen angreifen.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Spermatocyt von Salamandra im Anfangsstadium der Theilung, die beiden Centrosomen dicht beieinander am Kern, Strahlung von ihnen fast bis zum Umfang der Zelle, was sich in diesem Stadium allgemein so verhält (Chromosomen im Kern nicht in den Einzelheiten berücksichtigt).

Fig. 2 und 3. Schemata zur Erläuterung, vergl. Text.

Fig. 4. Copien nach van Beneden's Nouvelles recherches, Taf. VI, Fig. 1, 2, zur Erläuterung, vgl. Text am Schluss.

(Aus dem II. anatomischen Institut zu Berlin.)

Ein junger menschlicher Embryo und die Entwicklung des Pankreas bei demselben.

Von

Dr. med. **A. Jankelowitz.**

Mit 11 Figuren im Text.

Mit freundlicher Erlaubniss des Herrn Prof. Hertwig lasse ich hier kurz die Beschreibung eines menschlichen Embryo aus der vierten Woche folgen, an dem ich Untersuchungen über die Entwicklung des Pankreas angestellt habe. Die beigefügte Zeichnung ist nach einer Photographie in 10 facher Vergrösserung angefertigt.

Der Embryo, Figur 1, misst in der Nackensteisslänge 4,7 mm, in der Scheitelsteisslänge 4,9 mm. Der Kopf und die Stammtheile des Rumpfes sind auf der Figur mit ihren Enden 0,8 cm von einander entfernt und stellen eine Spange dar, deren Längsachse von links nach rechts in Form einer Spirale verläuft. Die Kopfbeuge bildet fast einen rechten Winkel, während die Nackenbeuge zwar deutlich, aber nicht so scharf wie z. B. bei dem His'schen Embryo hervortritt, mit dem unser Embryo äusserlich sonst vielfache Uebereinstimmung zeigt. Noch mehr erinnert er an C. Rabl's Embryo, der in Hertwig's Entwicklungsge-

schichte Fig. 178 abgebildet ist, und an Fol's Embryo von 5,6 mm. Ich möchte aber an dieser Stelle nicht weiter auf vergleichende Betrachtungen eingehen. Die einzelnen Hirnbläschen sind an der Figur nur undeutlich zu unterscheiden. Das Augenbläschen wölbt sich leicht vor. Nach innen zu verläuft der Oberkieferfortsatz, dem gegenüber der Unterkieferfortsatz an Deutlichkeit etwas zurücktritt. Der II., III. und IV. Kiemenbogen sind gut abgegrenzt, hinter jedem Bogen ist die zugehörige Kiemenspalte sichtbar. Ueber dem II. und III. Bogen erscheint das Gehörbläschen als Vorwölbung. In der Nackengegend beginnen die ersten äusserlich sichtbaren Urwirbel, die nach dem Schwanz zu an Breite gewinnen. Im ganzen sind auf der Ober-

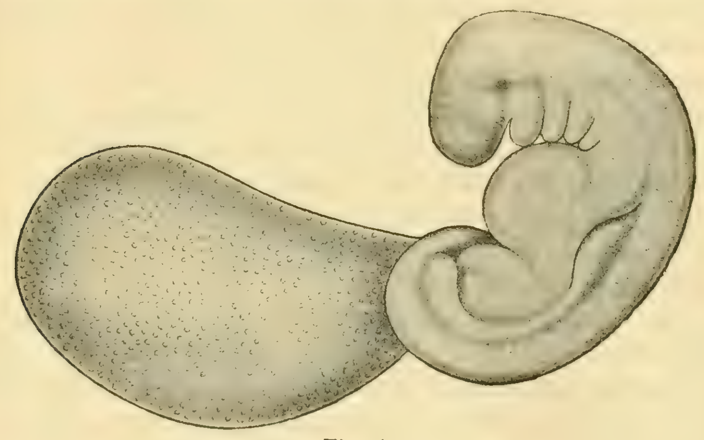


Fig. 1.

fläche 28 Urwirbel deutlich abgegrenzt. Nach vorn von den Urwirbeln verläuft die Wolff'sche Leiste, von der sich die obere Extremität flossenartig abhebt. Die Basis der obern Extremität liegt in einer Linie, die von der Mitte des 5. bis zur Mitte des 11. äusserlich wahrnehmbaren Urwirbels reicht. In der Höhe des 12. Urwirbels biegt sich die Längsachse des Embryo im stumpfen Winkel nach links und läuft dann anfangs wenig, dann stärker gekrümmt dem Beckenende zu. Der Schwanz liegt mit seiner Spitze dem Dottergang auf und ist nach einer Bucht zu gerichtet, die vom Dottergang und dem untern Theil des Herzens begrenzt wird. Der Dottergang läuft zur rechten Seite des Schwanzes zur Dotterblase, deren grösster Durchmesser 0,58 cm beträgt. Links und unten vom Dotterstiel ragt die

untere Extremität als säulenförmiger Stumpf hervor. Der Schwanz ist stark nach innen gerichtet. In dem „vom Kopf und von der Rumpfspange umschlossenen centralen Kern" (His) treten drei wulstige Vorsprünge in den Vordergrund: nach vorn zu der Vorhof und der Ventrikeltheil des Herzens, nach hinten zu die Leber.

Der Embryo ist in Pikrinsublimat-Eisessig gehärtet und in Boraxcarmin gefärbt. Die Einbettung in Paraffin ist in gewöhnlicher Weise vorgenommen worden. Der ganze Embryo wurde in eine Schnittserie zu 10 μ zerlegt. Die Schnitte auf dem Objectträger wurden mit Aurantia behandelt.

Ueber die erste Entwicklung des menschlichen Pancreas hat man bisher ein sicheres Urtheil nicht abgeben können, weil die unmittelbare Anschauung fehlte. Material, das für diesen Zweck sich eignet, ist nicht gerade häufig. Und so musste die Annahme einer Analogie mit den Thatsachen aushelfen, die für die Genese des Pankreas in der übrigen Wirbelthierreihe schon gesichert waren. Ueber die Entwicklung des Pankreas bei Wirbelthieren lagen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor (Felix, Göppert, Götte, Hammar, Kupffer, Laguesse, Stoss, Wlassow), über die ich in meiner Dissertation im Zusammenhang referirt habe.

Ich machte meine Untersuchungen an dem oben beschriebenen Embryo und bin zu folgendem Resultat gekommen: Die Bauchspeicheldrüse des Menschen entsteht aus drei Anlagen, die ursprünglich vollständig von einander getrennt sind: einer dorsalen, die dem Epithel des primitiven Duodenum angehört, und zwei ventralen, die von der rinnenförmigen Anlage des Ductus choledochus ausgehen.

Die Vermuthung, dass auch das Pankreas des Menschen dreifach angelegt wird, sprach W. Felix im Jahre 1892 aus. Er studirte die Reconstruction von dem His'schen Embryo HM_2 genauer und fand, abgesehen von dem deutlichen dorsalen Pankreas, an der rechten Seite des Ductus choledochus eine Vorbuchtung, die sich vom Lebergang abgelöst hat. Weiter aber beobachtete er, dass auch der ganze, der Vorbuchtung entsprechende Streifen der kaudalen Seite des Leberstieles sich mit abschnürt. In den Resultaten seiner Arbeit kommt Felix zu dem Schluss, dass auch der Mensch wahrscheinlich drei Pankreas-

anlagen hat, eine dorsale und ausser einer vollständig ausgebildeten rechten noch eine rudimentäre linke ventrale Anlage. Die beiden ventralen Anlagen sind mit einander verwachsen.

Der letzte Satz erklärt uns, warum die Existenz einer dritten Pankreasanlage beim Menschen lange Zeit im Dunkel blieb. Untersucht man Embryonen von 6—10 mm, so sind die ventralen Bestandtheile des Pankreas schon verschmolzen. So fand C. Phisalix bei einem menschlichen Embryo von 10 mm 2 Anlagen, eine obere, voluminösere und eine untere kleinere. Zimmermann reconstruirte einen 7 mm langen menschlichen Embryo und constatirte ausser dem dorsalen Pankreas noch rechts eine kleinere vom Ductus choledochus ausgehende Pancreasanlage. Zu demselben Resultat kam Hamburger, ebenfalls auf Grund einer Reconstruction von einem Embryo, den er auf 5 Wochen schätzt.

Aus biologischen und vergleichend anatomischen Gesichtspunkten war es wichtig, die Vermuthung von Felix, dass das Pankreas beim Menschen ebenso wie bei den meisten Wirbelthieren eine dreifache Anlage hat, auf ihre Gültigkeit zu prüfen.

Dorsale Anlage.

Der Embryo ist, wie schon bemerkt, in Schnitte von 10 μ zerlegt. Im ganzen kommen 38 Schnitte in Betracht. Das erste, was vom Pankreas bemerkbar wird, ist eine Zellenwucherung in der dorsalen Wand des Duodenum, dessen Lumen auf den ersten Schnitten in schräger Richtung von links nach rechts verläuft. Der dorsale Zellenwulst nimmt nach der rechten Seite hin zu und dringt wie ein Keil in das umliegende Mesenchym hinein, während das Lumen des Darmes in die sagittale Ebene zu liegen kommt. Auf den meisten Schnitten ist das dorsale Divertikel noch mehr nach rechts gewachsen, es rundet sich ab und fasst zwischen seine beiden Wände ein kolbenförmiges Lumen, das sich kontinuirlich in das Lumen des Darmes fortsetzt (siehe Fig. 2 und 3). Die ganze Anlage nimmt in caudaler Richtung an Volumen zu, der Breitendurchmesser wird geringer, während der Längendurchmesser bedeutend vergrössert ist. Die beiden Wänden des dorsalen Pankreas rücken immer näher aneinander, es bleibt nur noch ein feiner Spalt zwischen ihnen und endlich sieht man nur noch punktförmige Trennungen der Kon-

tinuität. Schon in diesem Stadium ist eine leichte Einschnürung zu beobachten am Uebergang des dorsalen Pankreas in das Duodenum. Diese Einschnürung wird auf den unmittelbar darauf folgenden Schnitten deutlicher. Die Anlage wird kleiner, die Einschnürung immer tiefer (Fig. 3, 4 und 5). Auf Schnitt 22, also 220 μ vom ersten Beginn des dorsalen Pankreas, stellt es einen sehr kleinen, undeutlichen Zellencomplex dar und ist auf dem nächsten Schnitt nicht mehr zu beobachten.

Ventrale Anlagen.

Die ventralen Anlagen des Pankreas gehen von der rinnenförmigen Anlage des Ductus choledochus aus. Diese liegt in einer Zellenmasse, die sich ventral vom Darm mächtig entwickelt und die Zellenschläuche in die Vorleber schickt. Der „Ductus choledochus", oder genauer seine rinnenförmige Anlage, steht in unmittelbarer Verbindung mit dem Duodenum (Fig. 3, 4, 5, 6 und 7). 180 μ vom ersten Auftreten des dorsalen Pankreas caudalwärts gerechnet, buchtet sie sich nach rechts aus, wobei das Epithel buckelförmig in das umgebende Mesenchym vorgewölbt wird (Fig. 3). Auf Schnitt 19—21, d. h. in einer Ausdehnung von 30 μ nimmt sowohl die Ausbuchtung wie die Vorwölbung des Epithels nach rechts hin bedeutend zu. (Fig. 4 und 5). 10 μ caudalwärts von dieser rechten Anlage zeigt sich links ebenfalls eine Ausbuchtung und eine Vorwölbung des Epithels (Fig. 4), anfangs weniger mächtig als die analoge Bildung rechts. Die Ausdehnung der linken Anlage nimmt auf Schnitt 20 und 21 mächtig zu und erscheint auf Schnitt 21 bereits grösser als die Anlage rechts. Gleichzeitig beginnt sich die linke Anlage gegen das Duodenum vorzuwölben (Fig. 5). Die beschriebenen Bildungen rechts und links von der rinnenförmigen Anlage des Duct. choled. sind als ventrale Anlagen des Pankreas anzusehen, die von rechts und links in den späteren Duct. choled. und mit diesem in das Duodenum ausmünden (Fig. 5). Allmählich rücken die Wände der ventralen Anlage, die auf Schnitt 21 (Fig. 5) durch die breiten Ausführungsgänge weit von einander liegen, sich näher; die Wände jeder Anlage legen sich aneinander (Fig. 6) und fassen endlich nur noch jederseits ein kleines, kreisförmiges Lumen zwischen sich (Fig. 9).

Dieser Verwachsungsprocess geht am linken ventralen Pankreas schneller vor sich als rechts (Fig. 7) und endet rechts wie links mit einer völligen Abschnürung vom Duodenum sowohl wie von der Anlage des Ductus choledoch (Fig. 7—9). Auf Schnitt 31, also 130 μ caudalwärts vom ersten Beginn des rechten ventralen und 120 μ vom ersten Beginn des linken ventralen Pankreas ist diese Abschnürung vollendet. Die beiden ventralen Anlagen des Pankreas wachsen sich nun entgegen, verschmelzen und zeigen ein einheitliches Lumen (Fig. 10 und 11).

Der Nachweis der drei Anlagen des menschlichen Pankreas ist vergleichend anatomisch und biologisch von Interessse. Einmal werden durch Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte die Variationen in der Zahl und Anordnung der Ausführungsgänge des Pankreas ohne Zwang verständlich, und ferner ergiebt sich als Resultat, dass das Pankreas des Menschen sich ontogenetisch nicht anders verhält als das der überwiegenden Mehrzahl der niederen und höheren Wirbelthiere.

Literatur-Verzeichniss.

W. Felix, Zur Leber- und Pankreasentwicklung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1892.

Göppert, Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier. Morphol. Jahrbuch XX, Heft 1.

Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke.

Hamburger, Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anatom. Anzeiger 1892.

His, Anatomie menschl. Embryonen.

Jankelowitz, Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse. I.-Dissert. 1895 Berlin.

Kupffer, Ueber die Entwicklung von Milz und Pankreas. Münch. medicin. Abhandl. Arbeiten aus dem anatom. Institut VII. Reihe, 4. Heft.

Laguesse, Comptes rendus hebd. de la Société de Biol. 1889 u. 1890.

Derselbe, Bibliogr. anatom. 1894, Nr. 3.

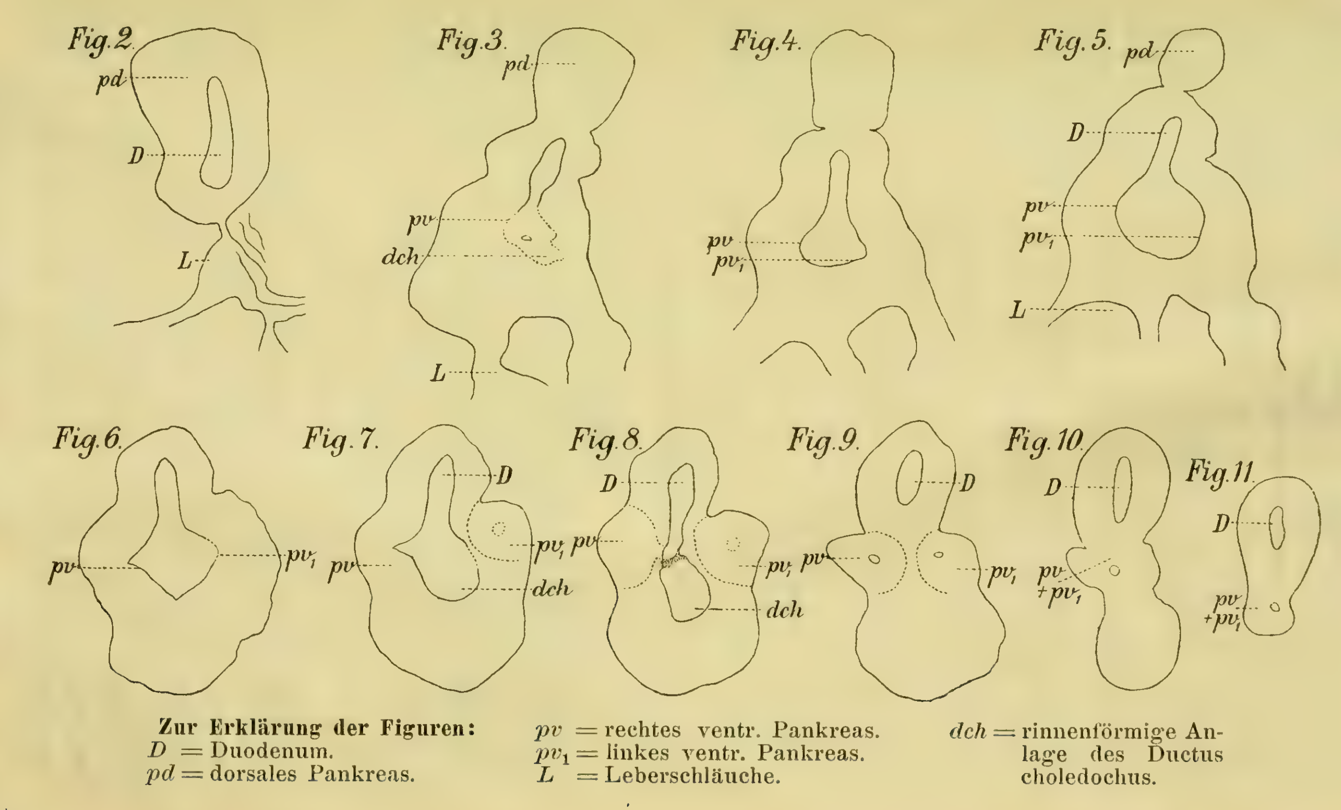
Derselbe, Journal de l'Anat. et de la Physiol. 1894.

Phisalix, Étude d'un embryon humain de 10 mm. Arch. de Zoolog. exp. et générale 1888.

Stoss, Inaug.-Diss. 1892 München.

Wlassow, Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Morph. Arb. v. Schwalbe, Bd. 4, Heft 1.

Zimmermann, Verhandl. der anat. Gesellschaft 1889.



Zur Erklärung der Figuren:

D = Duodenum.
pd = dorsales Pankreas.
pv = rechtes ventr. Pankreas.
pv_1 = linkes ventr. Pankreas.
L = Leberschläuche.
dch = rinnenförmige Anlage des Ductus choledochus.

Ueber Muskelspindeln und intramuskuläre Nervenendigungen bei Schlangen und Fröschen.

Von

Dr. **Chr. Sihler,**
Cleveland, Ohio U. S. A.

Hierzu Tafel XXXVII.

Vor etwa einem Jahre durfte ich der Physiologischen Gesellschaft zu Berlin eine Mittheilung machen über eine Methode, die Nerven in den Muskeln zu verfolgen [1]). Die mitgetheilten Resultate bezogen sich auf die Muskeln des Frosches. Seitdem habe ich diese Methode auch an den Muskelnerven der Schlange versucht und gefunden, dass sie auch hier brauchbar ist. Die Anwendungsweise war ungefähr dieselbe wie beim Frosche. Zwar was das Bindegewebe betrifft, so wäre eine mehr intensive Maceration wohl am Platze gewesen, aber ich fand, dass die Muskeln der Schlange nicht so widerstandsfähig sind als die des Frosches und leichter scheibenartig zerfallen.

Die Muskeln der Schlange sind deshalb besonders lehrreich, weil man in ihnen ohne grosse Mühe die Organe finden kann, welche in den meisten Lehrbüchern kaum berührt werden, wohl im allgemeinen mit dem Namen Muskelspindeln bezeichnet werden, von Kölliker jedoch unter dem Namen Muskelknospen ausführlich besprochen sind. Ein zweiter Grund, warum die Schlangenmuskeln in dieser Sache den Vorzug verdienen, ist der, dass hier diese Organe viel einfacher gebaut sind, als beim Frosche.

Wenn man die Muskelbündel, welche dem Rücken entlang bei der Schlange verlaufen, in Stücken von etwa 1 cm Länge zerschneidet und nach der Maceration in Stückchen von der Dicke einer starken Stricknadel zerlegt, gefärbt hat, so wird man sehr häufig in einem Stück Muskel dieser Grösse ein solches Organ finden und zeigt Fig. 1 eine solche Muskelspindel der Schlange. Die Abbildung ist zwar diagrammatisch, doch hält

1) Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin 7. 12. 94; du Bois-Reymond's Arch. 1895, S. 202.

sie sich sehr genau an die Thatsachen und eine naturgetreue Abbildung würde ziemlich ähnlich sein.

Beim Zerzupfen der Schlangenmuskeln findet man also so und so oft eine sehr dünne Muskelfaser, welche im übrigen sich nicht von den anderen Muskelfasern unterscheidet, aber etwa nur den 8. bis 10. Theil des Durchmessers der dicksten Muskelfasern besitzt. Verfolgt man nun eine solche Faser, so findet man, dass an einer gewissen Stelle sie sich in einen Mantel hüllt, welcher aus verschiedenen Häuten besteht, die einen spindelförmigen Sack bilden. Diese Hülle ist gebaut nach Art der dickeren Henle'schen Scheiden, besteht also aus mehreren Lagen elastischer Membranen, in welche endothelial Zellen eingeschichtet sind, so dass so eine Art spindelförmiger Lymphraum zu Stande kommt. Die Muskelfaser nun, indem sie in diesen Raum eintritt, erleidet meistens eine Modification; sie wird einmal breiter, zeigt oft (vielleicht zufällige) Unregelmässigkeiten in ihren Umrissen, ferner findet eine Anhäufung von Kernen hier statt, welche auch mehr rund oder oval sind, als die gewöhnlichen Muskelkerne der übrigen Faser, endlich besteht die Faser (meist) aus einer Substanz, welche sich so dunkel färbt, wie die feinen Nerven und das Gerlach'sche Fasernetz der quergestreiften Muskeln, und ist hier die Querstreifung ganz oder fast verschwunden. Diese dunkel gefärbte Substanz, in der man kaum eine Structur erkennen kann, erstreckt sich mehr oder weniger weit in die Muskelfaser hinein, manchmal als feines Stäbchen in grössere Entfernung von der Spindel wie bei (*a*) in der Zeichnung, manchmal hört sie mehr abrupt auf, in der Nähe der Grenze des Spindelmantels, wie bei (*b*) der Zeichnung.

An diese Muskelfaser tritt nun ein myelinhaltiger Nerv, der seine Henle'sche Scheide beim Passiren des Spindelmantels verloren hat, er ist mit *s. n.* auf der Abbildung bezeichnet. Meist kommt er diagonal mehr von oben oder von unten und verbindet sich mit der Muskelfaser, indem er hier ganz dünn ausläuft, also die Myelinscheide hier verliert und nur als Axencylinder weitergeht.

So weit ist alles klar und deutlich; es bleiben aber noch zwei Fragen übrig, welche ich nicht beantworten kann. Einmal was bedeutet die dunkel gefärbte Substanz? Da sie so gefärbt ist wie das Gerlach'sche Fasernetz, so wäre ich geneigt, hier

eben eine Ansammlung dieser Substanz zu sehen, aus welcher das Netz besteht auf Kosten der contractilen Substanz. Wenn wir wüssten, was eigentlich die Function dieses Gitterwerks im Muskel ist, so könnten wir wohl auch die Anhäufung hier verstehen. Was ferner das weitere Schicksal des Nerven betrifft, so möchte ich vorerst nichts endgültiges sagen. Eben die dunkle Färbung der Muskelfaser und die Anhäufung von Kernen schaffen hier einen solchen dunklen Hintergrund, dass es unmöglich ist, den Nerven weiter zu verfolgen. Denn vermuthen könnte man allerdings, dass feine Fäserchen abgegeben werden, welche sich der Muskelfaser anlegen. Und dafür giebt es auch einen Beweis.

Es giebt nämlich auch Spindeln, wo die Querstreifung des Muskels im Spindelmantel nicht verloren geht, wo bloss im inneren des Muskels ein Streifen der dunklen Substanz sich findet. In solchen — freilich seltenen — Spindeln konnte ich mehrere feine Nervenzweige vom myelinhaltigen Nerven abgehen sehen, und glaube ich kaum, dass optische Schnitte der Henle'schen Scheiden mich getäuscht haben. Zu bemerken ist noch, dass man die dünne Muskelfaser oft in weiter Entfernung von der eigentlichen Spindel mit einer Henle'schen Scheide umgeben sieht — also eine Fortsetzung einer der Schichten des Spindelmantels.

Um wo möglich Licht auf diese dunklen Punkte zu werfen, habe ich denn auch die Spindeln des Frosches einer Untersuchung unterzogen. Bekanntlich bestehen beim Frosche die Muskelspindeln aus einer Anzahl dünner Muskelfasern, welche sich auch über eine gewisse Strecke mit einer Henle'schen Scheide umgeben und an welche eine (oder mehrere) ungewöhnlich dicke Nervenfaser mit ungewöhnlich weiter Henle'scher Scheide herantritt. Man kann beim Zerzupfen schon oft an den grossen Verhältnissen des Nerven und seiner Scheide voraussagen. Dass eine Muskelspindel in der Nähe sein wird, ehe man noch die Muskelfasern, die die Spindel aufbauen helfen, zu Gesicht bekommt.

Was man also sehen kann, wenn man eine solche Spindel beim Frosche gefunden hat, ist eine Unmasse von Kernen zwischen denen man eben noch gestreiftes Muskelgewebe erkennen kann, oben und unten in feine Muskelfasern auslaufend, in welche ein starker Nerv in weiter Scheide einläuft. Es ist ein hoffnungs-

vernichtender Anblick, wie die Abbildung auf Seite 395 der 6. Aufl. von Kölliker's Buch beweist.

Und doch kann man mit einiger Zeit und Geduld die Dinge immerhin etwas aufklären und der Wahrheit wenigstens einen Schritt näher kommen.

Was man wissen möchte ist doch dieses: wohin geht der Nerv und was ist sein weiteres Schicksal, nachdem man ihn unter dem Haufen der Kerne aus dem Auge verloren hat.

Auf folgende Weise habe ich mich belehrt, dass die Verhältnisse der Art sind, wie sie auf der Zeichnung Nr. 2 diagrammatisch wiedergegeben sind. Was hier abgebildet ist, ist also nur ein Theil einer solchen Muskelspindel. Man hat also 4—8 mal so viele Fasern aufeinander gelegt zu denken und mit Henle'scher Scheide umhüllen, vielleicht auch mit Gefässen durchziehen zu lassen, um einzusehen, wie schwer es ist, sich hier durchzufinden. Bei der Zeichnung habe ich natürlich auch Nerv und Muskel viel mehr auseinander gehalten, als sie es in Wirklichkeit sind, — der Deutlichkeit halber.

Um also einen Einblick in den Bau einer Spindel zu erhalten, zerzupfe ich das Bündel Muskeln, welches solch eine Spindel enthält, nachdem ich die Muskelbündel erst einem möglichst grossen Druck (in Glycerin) durchs Deckglas aussetzte: Ist das betreffende Muskelbündel, das die Spindel enthält, jetzt nach dem Zerzupfen noch zu dick, so wird es allein für sich wieder gedrückt und dann kann man meist wieder zupfen; dieser Process wird fortgesetzt, bis die Spindel nur von etwa 4—8 Muskelfasern begleitet ist. Nun gilt es die Spindel zu zerdrücken, die Kapsel zu zerreissen und die Muskelfasern aus einander zu legen, so dass man die dazwischen verlaufenden Nerven verfolgen kann.

Auf den ersten Blick würde es als das gerathenste erscheinen, dieses Bündelchen isolirt unter ein Deckglas zu bringen und nun zu zerdrücken; dann würde man aber wahrscheinlich alles zerquetschen. Um dieses zu verhindern, legt man also das genannte kleine Muskelbündel in Glycerin in die Mitte, wo nachher die Mitte des Deckglases sein wird und im Umkreis herum 3—4 ebenso kleine Muskelbündel, und drückt nun wiederholt aufs Deckglas. Durch die 3—4 zugetheilten Muskelbündel wird nun ein Schutz auf die Spindel ausgeübt, der Druck wird einmal nicht so stark sein und dann wirken die Bündelchen federnd;

nachdem der Druck ausgeübt, heben sie das Deckglas wieder in die Höhe. Wenn man diese Manipulation oft genug ausübt und nicht zu stark drückt und doch stark genug, so gelingt es einem manchmal, die Henle'sche Scheide der Spindel aufzureissen und die Muskelfasern genügend von einander zu entfernen, dass man doch etwas Neues sehen kann. Eine weitere Hülfe bei dieser Procedur ist, das Spindelbündel aus dem Glycerin zu nehmen und es in Essigsäure mit einem geringen Zusatz von Glycerin zu legen und hier wieder zu drücken. Einmal werden durch die Essigsäure die verschiedenen Theile der Spindel wieder frisch herumgezerrt, so dass dann zufällig andere Punkte deutlich werden, und es wirkt die Essigsäure auch noch weiter aufweichend und hilft in der Zerlegung der Spindel. Natürlich kommt man in der Mehrzahl der Fälle nicht zum Ziele, und darf sich nicht die Misserfolge verdriessen lassen. — Ich führe diese Procedur auf dem Tische des Mikroskops aus, mit der rechten Hand drückend und mit der linken den Objectträger festhaltend und dazwischen mit der rechten so oft wie möglich den Tubus hebend und senkend, um zu sehen, was vorgeht. Man sollte für solche Arbeit und zum Präpariren überhaupt ein Mikroskop haben, dessen Tubus man mit dem Fusse einstellen könnte, so dass man beide Hände zum Manipuliren frei hätte. Dieses meine ich, liesse sich durchführen, ohne so sehr grosse Kosten.

Was man beim Zerdrücken solcher Spindel also erfährt ist dieses, dass der starke Nerv sich theilt und seine Zweige dies wiederholt thun, dass sie den Muskelfasern entlang verlaufen und darin eigenthümlich sind, dass ihre Glieder — d. h. die Strecke von einer Ranvier'schen Einschnürung zur anderen, — sehr kurz sind, dass sie sehr unregelmässige Form haben, oft keulenförmig sind und uneben, und, dass schliesslich der Nerv dünner wird und sich dann an die Muskelfaser ansetzt und zwar im Bereich einer solchen Stelle des Muskels, wo eine Anhäufung von Kernen in der Faser stattfindet. Die Muskelfasern nämlich, die im Bereich der Spindel schon so wie so sehr zahlreich mit Kernen versehen sind, zeigen an einer kürzeren Strecke eine solche Häufung von runden und ovalen Kernen, dass von der eigentlichen Muskelsubstanz meist wenig übrig ist, und dass diese, soweit vorhanden, aus feinen Längsfasern zusammengesetzt erscheint. In dem ganzen Muskelbündel liegen aber die Partien der einzelnen

Muskelfasern, welche durch Kernhäufung ausgezeichnet sind, nicht gerade neben einander, in der einen Muskelfaser findet man die Kernanhäufung etwa in der Mitte der Spindel, in der nächsten gegen das eine, in der dritten gegen das andere Ende der Spindel. An diese Stelle also tritt die Nervenfaser und vereinigt sich mit der Muskelfaser, indem, wie gesagt, das letzte Glied dünner ist als die vorhergehenden. Was aber das weitere Schicksal des Nerven ist, kann ich auch für den Frosch leider nicht sagen. Erwartet hatte ich zu finden, dass eine Anzahl feiner myelinfreier Fasern hier abgehen würden, um sich der Muskelfaser anzulegen, aber ich habe diese Vermuthung soweit nicht bestätigen können. Kölliker spricht dieselbe Vermuthung aus indem er sagt: „Um diese Endäste finden sich stets eine grosse Anzahl von runden und länglich runden Kernen, die unzweifelhaft marklosen Enden der Nervenfasern angehören." Dass freilich die Mehrzahl der Kerne den Muskeln angehören, haben wir gesehen. Ob solche Endfasern vorhanden sind, müssen spätere Untersuchungen zeigen. Fast würde ich sagen, ich hätte sie gefunden, wenn sie nicht sehr viel feiner sind als die feinen Nerven an den Capillaren; aber das könnte ja der Fall sein.

Zur Abbildung bemerke ich noch, dass die Scheide ganz weggelassen ist und dass man, wie gesagt, um sich einen rechten Begriff von der Spindel zu machen, sich die beiden Muskelfasern mit den Nerven 2—8 mal aufeinandergelegt denken muss in die Scheide gehüllt; *s. n.* bedeutet sensorischer Nerv; wie wir später sehen werden, haben nämlich diese Muskelfasern auch motorische Nervenendigungen; doch hätte ich erstere viel länger zeichnen müssen, um auch diese anbringen zu können.

Wir kommen nun zu einer physiologischen Frage: Was ist die Function dieser Organe?

Ich vertrete die Ansicht, dass diese Organe die sensorischen Endorgane der Muskeln sind, dass hier die centripetalen Nervenströme ihren Ausgang nehmen, welche dem Muskelgefühle zu Grunde liegen. Bisher haben die Histologen wenig befriedigendes über die sensorischen Nerven der Muskeln gebracht und würde mit der Feststellung dieser Organe als der Gefühlsorgane der Muskeln eine Lücke ausgefüllt sein.

Folgende Ueberlegung begründet mir diese Ansicht. Einmal passt die Structur dieser Organe ausgezeichnet für solche

Function. Der Nerv, in einem Lymphraum liegend, kann durch seitlichen Druck, sowie auch durch den Zug an der Muskelfaser, mit der er verknüpft ist beeinflusst werden. Es wäre auch daran zu denken, dass er von dem jeweiligen Molecular-Zustand der Muskelfaser Kenntniss nehmen könnte. Dann haben wir ja — wenigstens der Beschreibung nach — ähnliche Organe an den Sehnen, die Sehnenspindeln; wer nicht daran zweifelt, dass diese Gefühlsorgane sind, braucht es bei der Muskelspindel auch nicht zu thun. Drittens unterscheidet sich der Spindelnerv von den motorischen Nerven durch seine Dicke und weite Scheide; und der Einwurf den solche machen möchten, welche Kölliker's Ansicht vertreten, dass es sich hier um eine Wucherung von Muskelfasern handle und der Nerv deswegen so stark sei, weil er eine Anzahl von Muskelfasern zu versorgen habe, trifft nicht zu, weil eine Nervenfaser von gewöhnlicher Dicke ja ganz gewöhnlich eine grosse Anzahl von obendrein ganz dicken Muskelfasern versorgt. Endlich aber bleibt noch eine Thatsache übrig, welche am meisten ins Gewicht fallen und überzeugend wirken dürfte, und das ist diese: Die Muskelfasern, welche an einer Stelle modificirt die Spindel bilden helfen, haben an davon entfernten Stellen die gewöhnlichen motorischen Nerven, wie auch ihre Nachbarn sie haben.

Die motorische Endigung der Schlangen-Muskelfasern habe ich in Fig. 1 bei *m. n.* gezeichnet und die Fig. 3 bringt die motorischen Nervenendigungen des Frosches. Die Zeichenfläche war nicht gross genug, um sie den beiden Muskelfasern von Fig. 2 anzuzeichnen. Die Endigung der Schlangenfaser ist entsprechend der Dicke der Muskelfasern klein, die Endfasern des Froschnerven sind der Art, wie man sie oft an kleinen Muskelfasern, z. B. in der Zunge findet. Die Zeichnung ist diagrammatisch, bringt aber nur Thatsachen. Diese motorischen Endigungen habe ich bei der Schlange oft in grosser Entfernung von der Spindel getroffen, näher oft beim Frosche.

Man braucht diese motorischen Endigungen nur oberflächlich anzuschauen und mit den Spindelnerven zu vergleichen, um die Einsicht zu gewinnen, dass es sich bei den Spindelnerven um etwas ganz Anderes handeln muss, als bei den gewöhnlichen motorischen Endfasern. Man kann auch sofort der Ansicht widersprechen, dass die Spindelnerven die motorischen seien, indem

man eben zeigt, dass diese Muskelfasern wo anders die ihnen zukommenden motorischen Endapparate haben.

Auch hat Sherrington, dessen Arbeit im Journal of Physiology ich vor einigen Monaten nur flüchtig lesen konnte, experimentelle Beweise für die hier vertretene Ansicht gebracht.

Wenn man sich nun nach anderen Erklärungen umsieht, so haben wir den Ausspruch, dass diese Organe pathologische Bildungen seien. Wer je die planvolle und elegante Structur einer solchen Spindel bei der Schlange beobachtet hat, kann sich über eine solche Ansicht nur wundern.

Dann hätten wir noch die Ansicht von Kölliker. Dieser Forscher widmet diesen Organen nicht weniger als sechs Seiten und nennt sie Muskelknospen, weil er die Ansicht vertritt, dass hier ein Spaltungsprocess vor sich gehe, dass eine Anzahl junger Muskelfasern aus einer vollentwickelten gebildet werden. Ich sehe keinen Grund zu dieser Annahme, ausser der Kernanhäufung, die aber an und für sich doch nicht entscheidend ist. Schon an der Thatsache, dass man bei der Schlange (so weit ich gesehen) immer eine einzelne Muskelfaser findet, scheitert diese Theorie und dann kann ich andererseits an den Muskelfasern des Frosches in einiger Entfernung von der Spindel nichts Auffallendes an den Fasern finden. Man sieht da keine Zeichen, dass die Muskelfaser eine eben frisch formirte wäre, dann sollte man doch diesen Process in verschiedenen Stadien, und die Kernanhäufung auf grossen Strecken sehen; und was soll endlich die Henle'sche Scheide, man braucht sie doch nicht zur Neubildung frischer Muskelfasern. Nach meiner Meinung hat eben Kölliker einen oder den Hauptpunkt bei diesen Organen übersehen. Er kennt bloss den Spindelnerven und spricht ihn als motorischen Nerven an. Wenigstens erwähnt er keine anderen Nerven und hebt nicht den Unterschied zwischen den beiden Gattungen hervor. Hätte er dieses gethan und wäre er von der Schlange ausgegangen, anstatt vom Frosche, so wäre er vielleicht anderer Ansicht geworden. Ganz unwiderleglich wäre der Beweis, wenn man nach Durchschneidung hinterer Wurzelfasern distal vom Ganglion Entartung im Spindelnerven finden könnte. — Aber auch so haben wir wohl eben so gute Beweise für die Function der Muskelspindeln wie für die der Sehnenspindeln. Wenn ich recht verstehe, so vertritt Kerschner auch die Ansicht, dass

die Spindeln sensorische Organe sind. Ich will noch hinzufügen, dass meine Arbeit und auch meine Resultate ganz unabhängig von Einflüssen seitens Kerschner's sind, da ich nie eine bekehrende (nur eine referirende) Arbeit von ihm gelesen und keine seiner Abbildungen gesehen habe. Sätze also, in denen wir übereinstimmen, beruhen auf von einander unabhängigem Zeugniss.

Ich will nun noch schliesslich ein wenig über meine Arbeit an den motorischen Endigungen der Schlange berichten, damit es sich zeige, ob und wie weit die dabei angewandte Methode neben anderen Berechtigung hat und um zugleich einige Schwierigkeiten zu erwähnen, die mir vielleicht benommen werden können. Zur Erläuterung habe ich eine Anzahl von Zeichnungen beigefügt, welche möglichst genau (jedoch ohne camera) angefertigt sind und zu welchen von 4—14 eine Immersionslinse verwendet worden ist.

Unter den Muskelfasern der Schlange giebt es auch gröbere und feinere und scheinen nur die letzteren besonders geeignet für das Verständniss der musculo-motorischen Endigungen zu sein, einmal weil man wegen ihrer geringen Dicke hier einen sehr günstigen Hintergrund für den Nerven hat und zweitens, weil man es nur hier mit wirklich einfachen Nervenendigungen zu thun hat, denn, wie wir später sehen werden, besteht das gewöhnlich als Endplatte bezeichnete Organ aus einem Bündel solcher einfacher Endigungen, wie man sie auf den dünnen Muskelfasern findet. Es ist also sehr verkehrt von diesen Endplatten auszugehen bei der Beschreibung der motorischen Nervenendigungen, und die Nervenendigungen beim Frosche sind die Einfachheit selber, verglichen mit den Endplatten der Schlange.

Die Nervenfasern, welche diese dünneren Muskelfasern versorgen, sind fast immer nackt, entbehren der Henle'schen Scheide und haben keine oder eine dünne Myelinscheide.

Anstatt eine längere Beschreibung zu geben, verweise ich nun auf die Abbildungen und mache nur bei einigen auf Punkte aufmerksam, die mir wichtig sind.

In Fig. 4 sehen wir, wie bei *a* die Henle'sche Scheide aufhört und ich habe bis jetzt nichts gesehen, was mir zeigte, dass es sich, was die Henle'sche Scheide betrifft, bei der

Schlange anders verhalte als beim Forsch, wo man fast jedesmal die Stelle angeben kann, wo die Henle'sche Scheide aufhört, so dass also kein Grund vorhanden ist zur Annahme, dass die Henle'sche Scheide etwas mit den wirklichen Endfasern zu thun hat. Wir sehen dann weiter, dass von der nackten Endfaser eine Anzahl grösserer oder kleinerer Läppchen oder Plättchen abgehen; endlich bemerken wir noch einige Kerne *b*, welche den Kernen an den Endfasern der Fasern beim Frosche entsprechen und also zur Schwann'schen Scheide gehören.

Fig. 5 zeigt ähnliche Läppchen mit den Kernen der Schwann'schen Scheide (*b*).

In der 6. und 7. Figur mache ich auf die Kerne aufmerksam, welche ich mit (*s*) bezeichnet und denen ich einen starken Rand gezeichnet habe, um sie auffällig zu machen. In Wirklichkeit haben sie eine blasse Farbe und sind wohl flach. Diese entsprechen gewiss den Sohlenkernen von Kühne. Was einem an ihnen auffallen muss, ist die grosse Entfernung von den Endläppchen. Was ist nun ihre Bedeutung. Nach Kühne — und Kölliker stimmt ihm hierin bei — befindet sich, da wo die Nerven sich ansetzen, eine feinkörnige Substanz. Dieser wären diese Kerne zuzurechnen. Doch sollen manchmal auch diese Sohlenkerne fehlen (nach Kölliker).

Was nun diese Kerne betrifft, so habe ich sie meistens gesehen, aber was die granulirte Substanz betrifft, so kann ich nicht dasselbe sagen — nur selten konnte ich derartiges erkennen.

Was diese Kerne selbst anlangt, so halte ich sie vorerst, bis ich weitere Erfahrung gesammelt habe, für Kerne, welche den Bindesubstanzen oder dem Bindegewebe angehören, weil sie diesen Kernen, welche man sonst auf und zwischen den Muskelfasern findet, so ähnlich sind, dass ich sie nicht von denselben unterscheiden kann.

Da mit dem Nerven oft auch mehr faseriges Bindegewebe an die Muskelfaser tritt, könnte man auch mehr solcher Kerne erwarten. Dass diese Kerne jedoch der Schwann'schen oder Henle'schen Scheide angehören sollen, wie Kölliker meint, das glaube ich bestimmt verneinen zu können. Ebenso bestimmt muss ich von der Hand weisen, dass sie irgend einer Substanz unterhalb des Sarcolemma angehören; das sogenannte Sarco-

plasma, oder lieber das Gerlach'sche Fasernetz zeigt absolut keine Modification im Bereich der Endplatten oder Endfasern.

Dann wäre in Figur 6 besonders auf die zweierlei Endigungsweisen des Nerven aufmerksam zu machen, einmal bei *M* haben wir die flache dünne, blass blaue Platte mit einigen dickeren Stellen und dann bei *O* eine Gruppe von Beeren oder Knötchen, welche an feinen Fasern, den Ausläufern der Nerven, hängen und Kernen sehr ähnlich sind. Es giebt noch viel feinere solcher Beeren oder Knötchen und die sie tragenden Fasern sind von ungemeiner Feinheit; auch unter den Immersionslinsen sind sie gewiss oft, selbst wo sie vorhanden sind, nicht zu erkennen. Zwischen diesen beiden Formen von Abbildung 6 giebt es nun Uebergänge; welche Bedeutung aber die verschiedenen Formen haben, ist mir auch nicht klar.

In Fig. 8 sehen wir wiederum eine einzige Endigung, in welcher es sowohl flache Lappen (*m*) mit Schwann'schen Kernen giebt, als auch eine Gruppe kleiner dunklerer Endbeeren (*o*).

Fig. 9 zeigt eine Form der Endigungen, welche sehr häufig ist; wir sehen hier eine Reihe von länglichen Platten an die Faser angereiht und hier sehen wir etwas, was mir nicht ganz klar ist. Von *s* bis *t* sehen wir nämlich eine Reihe Platten, welche auf einer Seite dunkelblau gefärbt sind und das, worüber ich nicht recht ins klare kommen kann ist dies: sind diese dunkelblauen Objecte Kerne, den Schwann'schen Kernen entsprechend, oder sind es nur so dicke Stellen der Endplatten, welche den Endbeeren in Fig. 6 (*o*) entsprechen. Ich gestehe hier meinen Mangel an Kenntniss oder Geschick ein.

Dann habe ich noch Fig. 10, *A* und *B* einerseits und 11 und 12 andererseits neben einander gestellt, weil sie gute Exemplare der beiden Arten der Nervenendigungen sind, indem Fig. 10 *A* und *B* die kleinen aber dickeren und darum sich dunkler färbenden Beeren oder Knötchen zeigt, während in Fig. 11 und 12 die sehr verschiedenartig geformten flachen und darum heller gefärbten Lappen oder Platten zu sehen sind.

Während man es also bei dem Frosche nur mit Fasern zu thun hat, finden wir hier bei der Schlange verschiedenartig geformte Läppchen, Beeren und ausserdem die sogenannten Sohlenkerne. Henle'sche Scheide mit ihren Kernen vermisse ich bei

beiden, während die der Schwann'schen Scheide entsprechenden Kerne sich bei der Schlange wie beim Frosch finden. Indem ich mich nun zu den Endigungen auf den dickeren Muskelfasern wende, will ich gleich hier eines schwachen Punktes der Methode Erwähnung thun. Das Hämatoxylin färbt alles, was Protoplasma oder Kern heisst, mag es sich nun um Nerven oder Muskeln oder sonst etwas handeln. In unserem Material färbt sich nun das Gerlach'sche Fasernetz (oder Sarcoplasma) ganz ähnlich wie die feinen Nerven, und die „Endplatten" liegen also auf einem diffus blauen Hintergrund, in dem noch die Fasern des Gerlach'schen Netzes, die direct unter der Endplatte sind, sich deutlich zeigen. Man muss also hier bei Verfolgung sehr feiner Fäserchen auf Schwierigkeiten stossen und auch dünnere diffuse Schichten Protoplasmas auf dem blauen Hintergrund sind schwer genau zu sehen und zu verstehen.

Wenn es möglich wäre, den Inhalt des Sarcolemmaschlauches ganz oder theilweise zu entleeren, so würde dieser Schwierigkeit abgeholfen sein und ich glaube, dass die Methode dann alles so deutlich zeigen würde, wie beim Frosche. Vielleicht lässt sich das bewerkstelligen und ich erwähne hier, wie ich zu leeren (und was besser ist) halbleeren Sarcolemmaschläuchen beim Frosche gekommen bin. Doch habe ich keine weitere, als diese eine zufällige Erfahrung. Ich legte nämlich gefärbte Muskeln des Frosches in Glycerin, welchem Borax reichlich zugesetzt war, um die Bindesubstanzen zwischen den protoplasmatischen Elementen noch mehr zu entfernen, als es die Essigsäure im Macerationsprocess gethan hatte. Nach 8—10 Monaten, als ich die Muskeln untersuchte, fand ich die schönsten, klarsten Endigungen, die ich je gesehen und ferner, dass viele Sarcolemmaschläuche ganz leer, andere mehr oder weniger leer waren. Letztere boten die schönsten Präparate, weil die Endfasern mehr in ihrer natürlichen Lage bleiben, als bei den ganz leeren. — Vielleicht liesse sich mit Hülfe des Brütofens diese Methode weiter ausbilden und liessen sich dann systematisch leere Sarcolemmaschläuche erzielen.

Eine sehr undankbare Arbeit ist es, die „Endplatten" oder genauer bezeichnet die zusammengesetzten Endorgane, oder Endbäumchen zu untersuchen, weil man eigentlich kein einziges solches Organ ganz vollkommen verstehen kann. Immerhin giebt es

auch solche, welche zu einem gewissen Grade klar und deutlich sind und dann Licht auf die andern werfen.

Ein solches Präparat bringt Fig. 13. Hier werden einem also doch eine Anzahl von Punkten klar. Einmal sehen wir, dass die Platte kein einfaches Organ ist, dass eine Anzahl feiner Endfasern von ihr abgehen, auf der Nordseite *a, b, c, d, e, f*, dann sehen wir, dass diese Endfasern noch auf eine, hier nur kurze Strecke, von der Henle'schen Scheide begleitet werden, wenn auch kein Grund vorhanden ist zu glauben, dass diese Scheide bis zu den letzten Enden reicht, ebensowenig wie beim Frosche, ferner sehen wir, dass die dünne Centralfaser, welche die Terminalkörperchen trägt und diese selber, welche dunkelblau sind, von einem hellblauen Hals umgeben sind, also wohl von einer dünnen Lage von Protoplasma, wir erkennen auch, dass die einzelnen Gebiete jeder Faser hier von einander getrennt sind, man kann also sehen, welche Endkörperchen zu Faser *a*, welche zu *b* gehören u. s. w. Auf der Südseite des Präparats sind die Sachen nicht so klar, bei *g* sehen wir allerdings eine Endfaser mit ihrem Areal deutlich abgegrenzt und mit ihren Körperchen; bei *m* dagegen sehen wir eine Anzahl Endknoten, welche gewiss auch durch eine Endfaser mit dem Nerven verbunden sind, aber diese Faser selbst nicht und man sieht hier eine zusammenhängende Fläche Protoplasmas ohne Eintheilung für die verschiedenen Fasern.

Die Kerne sind absichtlich weggelassen.

Dann bitte ich noch auf Fig. 14 zu achten. Diese bringt einen Theil einer Endplatte, welche sich auf leerem Sarcolemmaschlauch zeigte. Wir sehen hier zwei Endfasern, von denen eine deutlich einen Kern, der Schwann'schen Scheide angehörig, trägt, wir sehen auch die dunklen Endbeeren aber nicht durch Fasern verbunden, umgeben von dem hellblauen Hals.

Und nun möchte ich auf einen Punkt aufmerksam machen, der mir nicht verständlich geworden ist. Bei der Untersuchung der einfachen Endapparate auf den dünneren Muskelfasern kam mir die Frage, wie Kühne von einem Axioplasma und Stroma reden könne. Als ich aber die Endplatten studirte, erkannte ich, dass er wohl solche Endapparate vor sich gehabt haben müsse, denn hier haben wir allerdings einen inneren sich dunkel färbenden Theil, die feinen Fasern und Beeren, und einen blasseren,

den diese umragenden Hals. Wie kommt es nun, dass ich dieses nicht an den einfachen Endapparaten gesehen habe. Es wird mir schwer zu glauben, dass diese anders gebaut sein sollen? Habe ich etwa dort diesen Hals übersehen, da er nicht so deutlich entwickelt ist oder haben die flachen Läppchen auch ein Axioplasma, das ich übersehen hätte?

Was wir also von den Endplatten wissen, ist dieses. Eine Endplatte ist ein zusammengesetztes Organ, und besteht aus einer Anzahl feiner Endfasern, deren jede eine Strecke weit noch von Henle'scher Scheide umgeben ist, die wiederum noch mit einem Kern versehen sein kann; die eigentlichen Endfasern haben oft noch die der Schwann'schen Scheide entsprechenden Kerne, und die feinen Endfasern tragen dann die Endbeeren, welche zusammen mit den letzten Endfasern mit einer Hülle von Protoplasma umgeben sind. Unter allem diesem liegen dann oft noch 4—6 Kerne, die sogenannten Sohlenkerne. Der Regel nach liegen nun die Endapparate der verschiedenen Endfasern dicht aneinander, so dass an eine Trennung der einzelnen Areale bei der Untersuchung nicht zu denken ist, wenn sie auch manchmal theilweise durchführbar sein mag. Dann haben wir Endfasern verschiedener Länge, welche öfters quer übereinander herziehen, so dass vielleicht der Kern der Henle'schen Scheide von Nr. 1 über dem Schwann'schen Kern von No. 2 zu liegen kommt, und dieser vielleicht über den Endbeeren von Nr. 3 ruht. Um das Bild noch schwieriger für das Verständniss zu machen, sind dann noch die Sohlenkerne im Hintergrund.

Wenn man diese Endplatten mit mittelstarken Systemen untersucht, so sieht man einen runden oder länglich runden flachen Kuchen von hellerem Farbenton, in welchem man zweierlei dunkelblaue Figuren sieht, die kleineren den Endbeeren entsprechend, die grösseren den Kernen, dann kann man auch meistens erkennen — wenn auch nicht so ganz deutlich —, dass der myelinhaltige Nerv nicht direkt in diese Platte einmündet, sondern sich vorher verzweigt.

Ich gestehe, dass es mir unmöglich ist, irgend eine solche Endplatte vollkommen zu interpretiren. Wir haben es mit dreierlei Kernen zu thun, und man müsste bei jedem sicher entscheiden, zu welcher Classe er gehört; die feinen Fasern, welche für die stärksten Systeme eminent zarte Gebilde sind, werden von dunkelgefärbten Endknoten und Kernen verdeckt; eine Faser ist kurz,

die andere lang und sie kommen, nicht in derselben Ebene von der Hauptfaser abgehend, über einander zu liegen. Wenn man dieses alles bedenkt, so ist nicht zu erwarten, dass auch ein noch so gut gefärbtes Präparat darum immer zu interpretiren sei in allen seinen Einzelheiten.

Auch unter den Autoritäten scheint, trotz der Goldmethoden ohne Zahl, doch eigentlich nicht viel mehr fest angenommen zu sein als eben das, was ich auch mit schwächeren Vergrösserungen unterscheiden kann. Kölliker z. B. lässt es dahin gestellt, ob die sogenannten Sohlenkerne der Schwann'schen oder Henle'schen Scheide angehören. Ich glaube, dass man sich durch die angegebene Methode überzeugen kann, dass diese Kerne von denen der Henle-Schwann'schen Scheiden unterschieden werden können und müssen.

Was die Lage der Endapparate, ob unter oder über dem Sarcolema, betrifft, so habe ich Manches gesehen, was für die Lage über, aber nichts, was für die Lage unter dem Sarcolema spricht. Vielleicht ist es mir vergönnt, ein anderes mal über diesen Punkt zu reden.

Was nun die Leistungsfähigkeit dieser Methode im Vergleich zu den Goldmethoden betrifft, so muss das Urtheil hierüber denen überlassen werden, die beide gleich gut zu handhaben verstehen. Vermutlich wird die eine die andere unterstützen, indem gewisse Verhältnisse besser durch die eine, gewisse durch die andere aufgeklärt werden können. Vergessen freilich darf bei der Abschätzung die Leichtigkeit der Essigsäure-Haematoxylin-Methode nicht werden. Die Demonstration der Muskelspindeln der Schlange könnte ganz gut in den elementaren histologischen Cursus aufgenommen werden. Nur beachte man, dass nicht das Färben, sondern ein gründliches und genaues Macerationsverfahren das Geheimniss der Methode ist. Die Formel zur Bereitung des Ehrlich'schen Haematoxylin, das ich brauche findet man z. B. in Orth's Histologie 4. Aufl. pag. 55, und man kann 4 Wochen und 1 Jahr altes verwenden. Beim Färben braucht man sich nicht genau an die von mir vorgeschlagene Stärke der Flüssigkeit zu halten, lieber verwende man stärkere. Doch hat die jüngere Flüssigkeit den Vortheil, dass man gar nicht überzufärben braucht, und nachher sich das Auswaschen ersparen kann.

(Aus dem Institut für vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie des Herrn Geheimrat von Kölliker.)

Beitrag zur Kenntnis vom feineren Bau der sympathischen Ganglienzelle des Frosches.

Von

Dr. **Adolf Dehler,**
Assistenten am anatom. Institut der Universität Würzburg.

Hierzu Tafel XXXVIII.

Mit doppeltem Interesse ging ich an diese vorliegende Arbeit: Einerseits wollte ich nachsuchen, ob die in anderen Zellarten bereits gefundene Centralkörpergruppe und ein davon abhängiger Bau des Protoplasmas auch in der sympathischen Ganglienzelle vorhanden sei, andererseits schien es wohl der Mühe wert, zur Kenntnis des feineren Baues dieser Zellen einen kleinen Beitrag zu liefern. Erweckt doch gerade das sympathische Nervensystem in neuester Zeit wieder das Interesse der Forscher, nachdem die Untersuchungen und auch die Kenntnisse davon hinter jenen über das Centralnervensystem zeitweise zurückgeblieben waren. Der Sympathicus mit seinen vielen Ganglien und Nervensträngen, mit dem Centralnervensystem so innig verbunden, spielt gewiss eine grössere Rolle, als man bisher annahm und vielleicht auch annehmen konnte.

Gegenüber der extremen Ansicht von Hale White (Journ. of physiol. VIII), dass die Grenzstrangganglien der Thiere physiologisch intakte funktionierende Gebilde, die des Affen und des Menschen aber nur embryonale Reste seien, erscheint als erfreulicher Kontrast jener Vortrag v. Köllikers (9), in welchem der grosse Erforscher des Nervensystems seine Kenntnisse über dieses Abzweigungsgebiet des Cerebrospinalsystems niederlegte und das Interesse für die weitere Durchforschung „dieses dunklen Gebietes“ zu wecken suchte.

Ich stellte Untersuchungen an über den Bau der sympathischen Ganglienzelle bei dem Frosche (Rana esculenta), dem nach Courvoisier „den Mikroskopikern so holden Thiere".

Ueber den Bau dieser Zellen liegen Untersuchungen am frischen Objekte vor, die ich dahin zusammenfassen und mit meiner Aussage bestätigen kann, dass die Zellen matt granuliert, nicht fibrillär, meist von schwach graugelblicher Farbe erscheinen, einen bläschenförmigen Kern mit excentrischem Nucleolus besitzen und in einen homogen scheinenden Fortsatz auslaufen. Im bindegewebigen Gerüst der Ganglien findet sich viel grobkörniges dunkles, häufig die Zellen verdeckendes Pigment und manchmal in der Zellhülle, aber ausserhalb des Protoplasmas gelegen, einige feine, gelbliche, schwach färbbare Pigmentkörner.

Weiter auf die Untersuchung des frischen Objektes einzugehen, war für das Endziel meiner Arbeit wertlos. Ich ging vielmehr sofort zu jener Fixationsmethode über, die mir auch sonst an einzelnen Zellen und Geweben, besonders auch an Nervenzellen gute Dienste geleistet hatte: ich brachte die vorsichtig, aber schnell aus dem eben getöteten Frosche entnommenen Bauchganglien auf einige Stunden in concentrierte Sublimatlösung und härtete die Präparate mit langsam steigendem Alkohol.

Um kurz auf einige andere Fixationsmethoden einzugehen, sei erwähnt, dass bereits Flemming (4) für die Spinalganglienzelle mehrere Methoden erprobt und kritisiert hat. Ich halte für das Studium des feineren Baues der Nervenzelle die Fixierung mit Osmiumsäurelösung und ihren Combinationen für weniger brauchbar, da sich die feineren Gebilde diffus, verschwommen, eventuell schichtweise ungleich färben. Den absoluten und den 90 % Alkohol habe ich hier als völlig unbrauchbares Fixierungsmittel ausgeschaltet, weil neben starker Schrumpfung oft ein glasiges Aussehen der Zellen erzeugt wird. Und auch Chromsäurelösungen bis zu 1 %, in denen, wenn auch geringe, Schrumpfungen eintreten können, habe ich nur zur Kontrolle der Fixierung mit Sublimat benutzt.

Die Behandlung mit Sublimat bietet, wie M. Heidenhain (6) sagt, den Vorteil, dass sie einfach ist, rasch ohne Schrumpfung und Quellung und ohne Zerreissung der Substanz

fixiert, dass sie eine gute distinkte Färbung sämtlicher Schichten zulässt, und dass sich fast keine Farbe nachträglich verändert.

Nach Pecqueur (14) ist die Behandlung mit Alkohol nach Sublimatfixierung die verlässlichste, „während die sonst gebräuchlichen Chromsalze die Ganglienzellen am meisten deformieren".

Die mit Sublimat fixierten und in Alkohol gehärteten Präparate wurden durch Bergamottöl in Paraffin eingebettet, die Schnitte von 4 μ Dicke mit Wasser aufgeklebt und verschiedenen Färbungen unterzogen.

In der äusseren Gestalt sind die sympathischen Ganglienzellen im Schnitte unter einander so verschieden, dass fast niemals eine der andern gleicht. Das kann ja nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, dass die Zellen dicht gedrängt, von „resistentem" (Ranvier) bindegewebigem Gerüstwerk getrennt, neben einander liegen. Näher erklärt sich die Verschiedenheit der Gestalt im Schnitte dadurch, dass sie mit ihrer Längsachse nicht in gleicher Richtung, sondern schräg zu einander liegen; bezeichnet man nämlich den längsten Durchmesser der Zelle, den man sich von der Mitte des Kerns durch die Mitte der Zelle bis in die Gegend des Abgangs des Nervenfortsatzes (s. unten) gezogen denkt, als Zellenachse, so finden sich in einem Schnitte von 4 μ Dicke ziemlich alle möglichen Richtungen der Zellenachse vertreten. Man sieht in die Umgebung eingepasst mehr polygonale Querschnitte mit abgerundeten Ecken, bei denen der Kern in der Mitte liegt, und länglich ovale Zellbilder entweder ohne Kern oder mit einem Abschnitt desselben, d. h. dann schräg geschnittene Zellen; endlich findet man längliche Zellbilder mit Kern in der Nähe des einen Pols, das sind Bilder von längs geschnittenen Zellen. Die Zellen als ganze Gebilde sind weder kugelig noch vieleckig, sondern länglich oval, gegen den einen Pol hin etwas verschmälert, also mit Recht als birnförmig bezeichnet.

Dabei unterscheiden sich die Zellen an Grösse beträchtlich; man findet rundliche Zellbilder bis zu einem Durchmesser von 35 : 45 μ, und längliche von 70 μ Länge und 40 μ Breite.

Die Ganglienzellen füllen, wie schon v. Kölliker betont, im Leben die sie umgebende Hülle vollständig aus und auch bei Sublimatfixation mit nachfolgender langsam steigender Al-

koholhärtung entstehen keine vacuolenartige Hohlräume zwischen dem Zellleib und seiner Hülle. Solange nicht durch eine besondere Methode ein pericellulärer Lymphraum zwischen dem Protoplasma und der bindegewebigen Scheide nachgewiesen ist, muss ich das Vorhandensein desselben in der bisher angegebenen Grösse für hypothetisch halten.

Auch Ranviers Auslassung darf man nicht auf die Ganglienzelle des Frosches beziehen, wenn er sagt, dass die Sympathicusganglien kleine Gehirne seien, nicht allein infolge des Baues ihres Gefässapparats, sondern weil sie Ganglienzellen enthalten, deren Sternform der in den eigentlichen Nervencentren beobachteten ähnlich sei. „Beim Menschen, beim Hunde und mehreren anderen Säugethieren haben die Ganglienzellen eine gewisse Retraktion ins Innere der Kapsel erlitten und erscheinen deutlich sternförmig.“ Das sternförmige Aussehen mit theilweiser Abtrennung des Zellleibes von der Kapsel kommt nicht nur bei multipolaren (Ranvier benützt 14—21 tägige Fixation mit 2—3 pro mille Chromsäurelösung und Alkoholhärtung), sondern besonders auch bei unipolaren Zellen von der Behandlung her.

Von dem Bilde des Kerns interessiert uns zunächst seine Lage und äussere Gestalt. Ich will sogleich bemerken, dass ich unter den vielen Ganglienzellen des Frosches, die ich betrachtete, sehr selten eine zweikernige fand und den feineren Bau derselben nicht näher studierte. Der eine Kern liegt nun in längsgeschnittenen ovalen Bildern stets excentrisch, d. h. stark gegen den einen, dem Zellfortsatz (s. unten) gegenüberliegenden Pol und oft geradezu in eine rundliche Ausbuchtung des Zellleibes gelagert, welche dann manchmal durch eine schmälere Stelle mit dem übrigen breiteren Protoplasmateil verbunden ist. Auf Querschnitten zeigt der Kern eine centrale Lage und erscheint im Durchschnitt als ein Kreis. Auf Längsschnitten der Zellen ist der Kern fast niemals rund, sondern fast immer auf der Seite gegen die grösste Protoplasmamasse abgeflacht oder gar eingebuchtet, s. die Abbildungen; in einzelnen Fällen sah ich eine Lappung des Kerns in der Weise, dass in der Mitte der abgeflachten Seite die „Lappen“ etwas übereinander geschoben waren, und eine scharfe zackige Linie als Andeutung der Kernmembran gegen die Mitte des Kerns eingebogen war (Fig. 7).

Nachdem wir nun von denjenigen Eigenschaften des Kerns.

die zum Bau des Protoplasmas zunächst in Beziehung stehen, Kenntnis genommen, mögen meine Beobachtungen über das Protoplasma der sympathischen Ganglienzelle angeführt sein.

Hier sei sogleich auf die bekannte Arbeit Flemmings über die Spinalganglienzelle (Festschrift für Henle 1882) verwiesen, welche in ebenso gründlicher Weise die vorhergehende Literatur sichtet und kritisch beleuchtet, wie sie in Bezug auf Technik und Darstellung mustergiltig ist; auch die älteren Literaturangaben über den Bau der sympathischen Ganglienzelle sind dort gebührend berücksichtigt. Bekanntlich hat Flemming die Spinalganglienzellen mit dünner Chromsäurelösung fixiert und in Alkohol gehärtet und vertritt danach die Ansicht, dass die Spinalganglienzelle nicht parallel faserig sind wie die centralen Nervenzellen, sondern ausser Körnchen und der Interfilarsubstanz feine Fädchen zeigen, die, ohne netzförmig zusammenzuhängen, dicht gewundene, „geknickte“ längere oder kürzere Bildungen darstellen.

S. Mayer (12) sagt von der sympathischen Ganglienzelle, dass sich in ihrer Substanz nicht bloss an der Oberfläche, sondern auch im Innern nicht selten feine Fäden in ziemlicher Anzahl finden. Ranvier (15) gibt an: „Jede Ganglienzelle entspricht einem Bündel Remakscher Fasern, welches Bündel aus Fasern besteht, die unter sich zur Bildung eines Plexus anastomosieren.“

Nach Ranvier erscheint innerhalb der Zellkapsel als oberflächlichste Lage die fibrilläre Schicht (herrührend von der Ausstrahlung des Zellfortsatzes, s. unten). „Die Streifung dieser läuft parallel zur Achse der Zelle“ (?) „und zwischen den Fibrillen findet sich eine körnige Substanz.“

v. Lenhossék (10) findet in der Spinalganglienzelle (des Ochsen) nach Alkoholfixation „weder eigentliche Fibrillen noch aber kurze Fädchen, sondern eine schwach färbbare Grundsubstanz und in diese in grosser Menge eingestreut lauter kleine gut färbbare Körnchen“. Die Grundsubstanz zeigt nach ihm „eine äusserst feine Struktur, die sich aber ebensowenig bildlich darstellen wie treffend schildern lässt; es handelt sich um enorm feine stärker lichtbrechende Punkte oder richtiger punktförmige Lichteffekte, die dicht neben einander angeordnet sind und der Grundsubstanz ein schaum- oder wabenartiges Aussehen verleihen“.

Ich möchte mich in meiner Auffassung von dem Bau der

sympathischen Ganglienzelle des Frosches am ehesten der Schilderung, weniger der Abbildung anschliessen, die Flemming von der Spinalganglienzelle 1882 gegeben hat.

In einer auch mit sehr starker Vergrösserung nicht mehr genau definirbaren I) hellen fein gekörnelten, doch auch verschwommenen schwach färbbaren Grundsubstanz, von der sich eigentlich nur das mit Sicherheit sagen lässt, dass sie nicht homogen erscheint [ich habe sie in meinen Zeichnungen nur mit Hilfe des Wischers angedeutet], finden sich II) Körnchen, die nicht rund, sondern länglich oder unregelmässig gestaltet, schmäler oder spitz an den Enden auslaufend, stets ungleich gross durch die ganze Zelle vertheilt sind. Sie färben sich bei einfacher Eisenhämatoxylinfärbung nur blassblau, bei nachfolgender Rubinfärbung rot, mit Thionin hellblau u. s. w., sie werden gebildet oder durchsetzt von chromatischer Substanz, die weniger dicht zu sein scheint. Ohne sich zu Gruppen, Netzen oder Strängen zusammenzufügen, bilden sie mit der blassen Grundsubstanz ein dichtes Gerüstwerk, in das die eigentliche, stärker schollige chromatische Substanz eingelagert ist. Ich halte diese an zweiter Stelle beschriebenen fädigen Körnchen oder körnige Fädchen für entsprechend den von Flemming in Chromsäurepräparaten und von Nissl beschriebenen Gebilden. Scharf begrenzt sind sie wohl, aber dass sie sich „nur abgerundet“ zeigen, wie v. Lenhossék von entsprechenden Gebilden in der Spinalganglienzelle angibt, kann ich nicht finden.

Was aber die Verschiedenheit meiner Präparate von der Abbildung und Beschreibung Flemmings (4) und den Zeichnungen v. Lenhosséks (10) bedingt, das ist das auffallende Vorhandensein von III) Schollen, die sich concentrisch im Zellleib zu einander reihen.

Flemming sagt 1882: „Ich habe eine derartige concentrische Streifung von Wirbelthierganglien noch nicht erhalten, würde sie, wenn sie vorhanden wäre, auch für künstlich erzeugt halten.“ Key und Retzius: „Man sieht nach Erhärtung in Chromsäure u. dgl. bekanntlich oft in der Zellsubstanz concentrische Streifen, die zuweilen als Strukturverhältnisse gedeutet sind“. Nach Key und Retzius ist diese Streifung in menschlichen Ganglienzellen durch Reagentien entstanden.

Betrachtet man ein Schnittbild eines ganzen Ganglions, so

findet man am häufigsten Zellen, welche um die Mitte kleinere, an der Peripherie grössere Schollen zeigen; sehr selten ist das Umgekehrte der Fall. Seltener sieht man ferner Zellen, welche gleichmässig durchsetzt sind mit groben Schollen (getigertes Aussehen) oder mit kleinen. Diese Schollen, die ich auch an Chromsäurepräparaten, wenn auch nicht so zahlreich, sah, haben eine ziemlich unregelmässige Gestalt: von einer körnchenartigen Zusammensetzung an findet man sie bis zur Gestalt von flachen Dreiecken mit breiter Basis; auch grosse Schollen, die aus kleineren lose zusammengesetzt erscheinen, sind vorhanden; sie sind nicht kugelig und haben niemals scharfe Ecken, so dass der Ausdruck „Scholle" der einzig passende zu sein scheint.

Während sich die feineren Körnchen mit manchen Farben nur schwach tingieren, scheinen die gröberen Substanzpartikel für sämtliche von mir angewandte Farbstoffe empfänglicher zu sein: besonders färben sie sich mit Thionin schön lila-blau, mit Magenta schön rot, an einfachen Eisenhämatoxylinpräparaten schwarzblau; je nach schärferer oder stärkerer Differenzierung behalten sie in letzteren Präparaten bei Rubinnachfärbung einen dunkelblau violetten Farbenton.

Durch die Einteilung in feinere körnerartige und gröbere schollenartige Gebilde möchte ich nicht den Eindruck hervorrufen, als hielte ich diese für chemisch und physikalisch scharf getrennte Bestandtheile der Zellsubstanz; es gibt natürlich auch Uebergänge in Form und Färbbarkeit: die gröberen dichteren färben sich dunkler resp. halten die Farben länger als die kleineren Gebilde.

Manchmal finden sich in kleineren Zellen wenig oder keine chromatischen Schollen; dafür ist dann die Zelle diffus und intensiver gefärbt. Flesch nennt dieses Verhalten Chromophilie. Ich erkläre mir das so, dass in solchen Fällen die chromatische Substanz nicht wie zu Schollen geronnen, sondern diffus in die achromatische Substanz verteilt ist; wahrscheinlich ist sie in den kleineren Zellen in derselben oder fast derselben Menge vorhanden, nur gleichmässiger verteilt wie in den grossen, wo sie dann auffallend das Bild beherrscht. v. Kölliker und v. Lenhossék beschuldigen den verschiedenen Schrumpfungsgrad, der ein verschiedenes Dichtigkeitsverhältnis der färbbaren Teile bedinge.

Mögen nun auch die Schollen selbst durch Reagentien (Key und Retzius, Flemming 1882) oder gar durch den verschiedenen Funktionszustand, in welchem die Zelle getötet und fixiert wurde, verursacht und nach ihnen verschieden sein, sicher ist von vornherein vorhanden die concentrische Schichtung des Protoplasmas; denn ich wüsste nicht, wie durch ein Reagens, das die Form der Zelle und des Kerns nicht ändert, die Protoplasmateile so verlagert werden sollten, dass sie vorher diffus oder etwa radienförmig verteilt, sich im Bilde im Gegensatz zu anderen Zellarten concentrisch zeigen.

Die gröberen Schollen liegen mehr an der Peripherie, oft in einfachem Kranz, kleinere bis herab zu den Körnern liegen je kleiner je näher der Mitte.

Liegt in einem Zellquerschnitt der Kern in der Mitte des Bildes, dann scheinen die Schollen in ein- oder mehrfachere Kreise um ihn gelagert. Ist dagegen eine Zelle längs oder schräge zur Längsachse geschnitten, so dass auch die Abgangsstelle des Nervenfortsatzes sichtbar ist — und nur solche Bilder werden von jetzt an berücksichtigt — dann finden wir die auffallende Thatsache, dass alle die schollen- und körnchenartigen Gebilde sich nicht um den Kern in Ovalen gruppiren, sondern concentrisch um einen Punkt, der zwischen Kern und entgegengesetztem Pol gelegen fast immer genau der Mitte der Zelle entspricht (s. die mit Zeissschem Zeichenapparat angefertigten Abbildungen).

Gröbere Schollen liegen freilich auch dann noch als äusserste oberflächlichste Schicht nahe der Zellperipherie und umgreifen mit dieser den Kern, der eventuell in einer Ausbuchtung liegt, aber die gegen die Mitte zu gelegenen feineren Gebilde lassen in ihrer Gruppierung den Kern geradezu unberücksichtigt. Wie es scheinbar nur mit der Eisenhämatoxylinmethode von M. Heidenhain und ihren Combinationen (Bordeaux-Vor-, besonders aber Rubin-Nachfärbung) nachzuweisen ist, nehmen die Gebilde von der Peripherie gegen die Zellmitte in den allermeisten Fällen regelmässig an Grösse, Dichtigkeit und Gehalt an chromophiler Substanz ab, ja in günstigen Schnitten — und von solchen besitze ich nicht wenige — verlieren sich diese Gebilde in jetzt völlig kreisförmiger Schichtung je näher der Mitte, desto mehr,

so dass in der Mitte eine helle Scheibe nur von jener fein gekörnten Substanz gebildet wird, die ich unter I) beschrieb (s. Fig. 5—10). Aber nicht so ganz allmählich vollzieht sich dieser Übergang, vielmehr hat es den Anschein, als sei für die grösseren Gebilde in überall gleich weiter Entfernung vom Mittelpunkte eine ziemlich schroffe Grenze gesetzt. Die Mitte ist frei und erscheint schon bei schwacher Vergrösserung als hellleuchtende kreisrunde Scheibe von ungefähr 5—7 μ Durchmesser, die deutlich von der Umgebung verschieden, aber niemals durch ein etwa membranartiges besonderes Gebilde von ihr abgegrenzt ist; auch van Benedensche Granula sind nicht zu sehen.

Inmitten dieser Scheibe taucht, in gut differenzierten Eisenhämatoxylinpräparaten schon bei einer 500fachen Vergrösserung deutlich sichtbar, hinwiederum jene Gruppe von tief schwarz gefärbten Körperchen auf, welche von Flemming und M. Heidenhain zuerst, dann von anderen bei ruhenden Leukocyten und Riesenzellen u. s. w. und von mir jüngst an den roten Blutkörperchen des Hühnerembryos beschrieben wurden. Die Centralkörpergruppe ist es offenbar, die diese Schichtung der Schollen und des übrigen Protoplasmas verursacht hat und trotz ihrer Kleinheit ihre physiologische Funktion, dem Aufbau der Zelle und dem Zusammenhalt ihrer Substanz vorzustehen, bis in den entferntesten Teil der Zelle wirken lässt. Um diese Gruppe als Mitte des Zellkörpers sind die kleinen und grösseren Körnchen und Schollen concentrisch gelagert, sie ist es, die mit dem um sie gelagerten und nach ihr sich richtenden Protoplasma den Kern einbuchtet und an den entfernten Pol verdrängt.

Die Centralkörpergruppe setzt sich zusammen aus scharf begrenzten kleinen Kügelchen von verschiedener Zahl und Grösse, welche, wenn auch die dunkle Färbung der Chromatinschollen bei der Differenzierung in Eisenoxydammon ins Bläuliche übergeht, homogen schwarz gefärbt bleiben, fast so lange und so intensiv wie der Nucleolus im Zellkern. Besonders deutlich treten die Centralkörperchen hervor, wenn die sie umgebende runde Scheibe sich in Rubin hell rötet; sie liegen stets dicht bei einander und scheinen öfters durch eine schwächer gefärbte Zwischensubstanz verbunden.

Ich habe bezüglich der Centralkörper in den roten Blutzellen des Hühnerembryos die Ansicht vertreten, dass man in

Anbetracht ihrer stets auf 2 oder 3 beschränkten Anzahl und ihrer constanten Grösse jedem einzelnen eine gewisse Selbständigkeit und Individualität zuschreiben müsse. Die Centralkörper, die in den sympathischen Ganglienzellen, in Zellen, welche sich nicht mehr teilen, zu einer Gruppe vereint beisammenliegen, haben mit ihrer Grösse und geringen Anzahl auch wohl ihre individuelle Wichtigkeit verloren, sich wahrscheinlich „öfter als notwendig" geteilt, d. h. ohne dass ihnen der Kern und das Protoplasma in der Teilung folgte.

Jedenfalls betone ich auch hier wieder den Wert und die physiologische Wirkung der Centralkörper*gruppe* und kann der Protoplasmascheibe und -schichtung nur eine sekundäre Wichtigkeit zuschreiben.

Anders verhält es sich freilich mit der Beantwortung der Frage, warum nicht in allen Zellen die Centralkörpergruppe und das sie direkt umgebende Protoplasmabild nachzuweisen sei; hierzu möchte ich bemerken: Es ist nicht anzunehmen, dass manche sympathische Ganglienzelle von bestimmter Grösse, Funktion oder Alter dieses Organ überhaupt nicht besitze; denn ich habe die Centralkörper mit entsprechendem Protoplasmahof an verschieden grossen Zellen gesehen. Ferner wird von vielen Autoren angenommen, dass die Ganglienzellen, einmal ausgebildet, sich überhaupt nicht mehr, auch nicht behufs Regeneration (*Ziegler*) teilen, vielmehr wie in ihrem Leben und Wirken, so auch in ihrem grundsätzlichen Aufbau beständig, konservativ seien. Daraus könnte man folgern, dass die Centralkörper, bisher hauptsächlich bei Teilungsvorgängen beobachtet, nach der Ausbildung dieser Zellen verschwinden; aber dieser Annahme widerspricht auch ihr bisheriger Nachweis in ruhenden Zellen anderer Arten.

Dann aber ist es klar, dass bei der Kleinheit der Centralkörpergruppe und der „Sphäre" nicht besonders viele Schnitte so grosser Zellen dieselben zeigen können.

Endlich allerdings scheint die Centralkörpergruppe und Sphäre manchmal durch darin und darüber gelagerte Körnchen und Schollen verdeckt worden zu sein; ich sage: „scheint"; denn ich möchte mich nicht verlocken lassen, den *vorläufig* durch keine sonstigen Thatsachen begründeten Glauben anzunehmen, dass durch die Funktion eine solche Verschiebung in der An-

ordnung des Protoplasmas und infolgedessen auch der Schollen zu Stande komme. — Ich will anderen Arbeiten auf dem Gebiet der histologisch nachweisbaren Funktionsveränderung des Kerns und Protoplasmas hier nicht folgen.

Betrachten wir nun den Kern der sympathischen Ganglienzelle, so finden wir keine wesentlichen Unterscheidungsmerkmale von dem Kern der Spinalganglienzelle, wie dieser von Flemming u. a. beschrieben wurde. Eine scharfe schmale Membran, die sich sehr distinkt färbt, begrenzt die an sich kugelige, oft aber abgeflachte, eventuell (s. oben) napfförmig eingebuchtete Kernsubstanz. Die Grösse steigt bei abgeflachten und in die Breite gezogenen Kernen bis zu 20 μ grössten und 15 μ kleinsten Durchmessers; der Kern ist in kleinen Zellen relativ grösser als in den grösseren. Direkt auffallend ist, dass der Kern eine relativ nur geringe Menge chromatischer Substanz besitzt. Sein Gerüstwerk besteht manchmal aus feinen Fäden, die sich locker diametral durch ihn hindurchspannen und dabei spitzwinkelig zusammenhängen, manchmal ist aber, auch bei anderen Fixationsmethoden, nur eine krümliche Masse zu sehen, die wie in kleinen Ringeln zu einem oder mehreren Konglomeraten gehäufelt liegt oder in fast durchsichtiger Schicht den Kern durchsetzt. Nur die Nucleolen, die in Schnittbildern meist einfach, selten mehrfach vorhanden und dann unregelmässig gross sind, sind stark chromatinhaltig. Entgegen früheren Annahmen möchte ich hervorheben, dass der Nucleolus in manchen Fällen nicht homogen ist, sondern besonders bei Magentarotfärbung wie aus kleinsten Körnchen zusammengesetzt und dann mit stärker färbbarem Rand umgeben erscheint. Stets liegt er excentrisch; beim Vorhandensein von mehreren Nucleolen liegen diese ziemlich weit von einander entfernt.

Für die Ganglien des Meerschweinchens (Schwalbe), des Kaninchens und die stark pigmentierten Ganglien der Maus (Mayer) sind, wie mir scheinen will, zweikernige Zellen häufig.

An Präparaten vom Frosch, von Hund, Katze und des Menschen hat S. Mayer zweikernige Zellen gesehen, v. Kölliker besonders an jungen Tieren. Ich muss zweikernige Ganglienzellen beim Frosch als sehr selten bezeichnen.

Während nach Ranvier die sympathischen Ganglienzellen der Säugetiere im allgemeinen multipolar sind, von ihren Polen Remaksche Fasern abgehen, die alle von derselben Art sind, werden die sympatischen Ganglienzellen des Frosches meist als unipolar beschrieben; ich habe keine bi- oder multipolaren gesehen. Vielmehr entsenden diese Zellen an oder ganz nahe seitlich an einem Pol und zwar an dem dem Kern gegenüberliegenden Ende einen Fortsatz; zunächst verläuft dieser eine kurze Strecke ziemlich gestreckt oder nur schwach gewunden, so dass er den Namen „gerader Fortsatz“ mit Recht verdient. Er erscheint, wie auch Ranvier 1888 hervorhebt, deutlich fibrillär, er zeigt eine blasse, feinste Parallelstreifung, weder Körnelung noch Homogenität. Die Ansicht Ranviers, dass die Fibrillen sich in die Rinde der Zelle verfolgen lassen, möchte ich nach meinen Präparaten modifizieren, da nach meiner Beobachtung der Verlauf der Fibrillen ebenso oft, wenn auch nicht so deutlich sichtbar, gegen die Mitte der Zelle hin gerichtet ist (s. Fig. 3 u. 5). Eine schärfere Abgrenzung der Eintritts- resp. der Ursprungsstelle des Fortsatzes von der übrigen Zellsubstanz durch eine schärfere Bogenlinie konnte ich nicht finden; freilich ist die Stelle durch ihre Helle deutlich unterscheidbar, aber der Übergang ist ein allmählicher. Sicher ist, dass der Fortsatz mit seiner Ausstrahlung sich nach der Centralkörpergruppe und der Sphäre, die zwischen Kern und Fortsatzpol liegen, richtet, sie zu umfassen scheint.

Fasst man die verschieden gestalteten Körnchen und Fädchen im Protoplasma als Quer- und Schrägschnitte der Fibrillen auf, so kann man zur Vorstellung gelangen, dass der Fortsatz in die Zellsubstanz wie etwa ein Pinsel in eine teigig-flüssige Masse eingestülpt sei, dessen Fasern nach allen Richtungen hin auseinander und in die Substanz einstrahlen und so mit ihr in innige chemische, physikalische und funktionelle Beziehung treten. Nur höchst selten konnte ich diese Ausstrahlung bis in die Nähe des Kerns, niemals bis an den Kern hinan verfolgen, so dass nach diesem Befunde wie nach anderen Angaben die Ansicht Arnolds stark bezweifelt werden muss, dass der Fortsatz mit dem Kern und dem Nucleolus in Verbindung stehe. Manchmal sind an der Eintrittsstelle gröbere Schollen in der Richtung der eintretenden Strahlen zwischen dieselben gelagert, manchmal auch schiebt sich in die Mitte des einstrahlenden Fortsatzes keilförmig eine Gruppe

kleiner Körnchen. Auf den weiteren Verlauf des Nervenfortsatzes in grösserer Entfernung von der Zelle und auf die die Zelle umspinnende Spiralfaser, von der auch ich in Schnittpräparaten oft Andeutungen sah, waren meine Untersuchungen nicht gerichtet und verweise ich hier nur auf die Äusserungen von Köllikers (Gewebel. 6. Aufl. S. 3, 33, 35) und auf die interessanten Arbeiten von Al. Smirnow (Arch. f. mikr. Anat. 35. B. 1890) und von Retzius.

Im v. Köllikerschen Vortrag ist die Rede nur von motorischen sympathischen Nervenfasern, von Ganglienzellen ausgehend, die von Spiralfasern umsponnen werden.

„Diejenigen Fasern, welche für gewöhnlich dumpfe, in pathologischen Zuständen gesteigerte Empfindungen vermitteln, verlaufen zwar teilweise im Sympathicus, sie treten aber aus den sensiblen Wurzeln in den Grenzstrang des Sympathicus über und verzweigen sich in den Eingeweiden.“ Ein Zusammenhang dieser sensiblen Fasern mit den Ganglienzellen des Sympathicus wird dort direkt in Abrede gestellt (S. 10). Der scheinbare Widerspruch, der durch den Nachweis der die Zelle umspinnenden Spiralfaser und durch die Annahme entsteht, dass sich der eine Fortsatz der sympathischen Ganglienzelle in grösserer oder geringerer Entfernung von der Zelle teile, löst sich vielleicht in einfacher Weise, wenn der Nachweis gelingt, dass es, abgesehen von Verbindungen der Zellen desselben Ganglions unter sich 1) sympathische Ganglienzellen gibt, die von Spiralfasern umsponnen einen ungeteilt bleibenden Nervenfortsatz peripheriewärts entsenden — entsprechend den motorischen Vorderhornzellen im Rückenmark, und dass es 2) sympathische Ganglienzellen gibt, welche von Spiralfasern nicht umsponnen — die Spiralfaser ist wohl nicht an allen sympathischen Ganglienzellen nachzuweisen — einen Fortsatz haben, der sich, entfernt von der Zelle, teilend die eine Hälfte central-, die andere peripheriewärts sendet — entsprechend den sensiblen Spinalganglienzellen. Dann könnten die Zellen der sympathischen Ganglien in motorische und sensible klassifiziert und so das sympathische als dem Cerebrospinalsystem analog betrachtet werden.

In manchen Ganglien zeigen sich die auch von Smirnow erwähnten sog. Zellnester; ihm gelang der Nachweis von

Spiralfasern an diesen Zellen und somit der Beweis, dass es sich hier um Conglomerate von Ganglienzellen handelt. Daran kann übrigens auch nach meinen Präparaten kein Zweifel sein: Das Protoplasma gleicht dem der oben beschriebenen Zellen, nur hat es weniger schollige Gebilde und die Kerne sind gleich den Ganglienzellkernen, nur etwas kleiner und chromatinreicher. Das Eigentümliche an den Zellnestern ist, dass eine stärkere bindegewebige Kapsel, die wie aus der grösseren Zahl von Bindegewebskernen zu schliessen ist, aus mehr und kleineren Zellen besteht, gewöhnlich eine grössere unregelmässig gestaltete Protoplasmamasse umschliesst, in der bis zu drei, gewöhnlich zwei Kerne liegen, ohne dass die Protoplasmasubstanz nach den Kernen getrennt wäre.

Durch den in vorliegend berichteten Untersuchungen gelungenen Nachweis ist nun auch die sympathische Ganglienzelle des Frosches unter diejenigen Zellen eingereiht, welche auch im Ruhezustand jene Organe und jenen centrierten Bau des Zellleibes zeigen, welche das Interesse vieler Forscher in neuester Zeit erweckt haben. „Centralkörpergruppe und ein nach ihr sich richtender Bau des Protoplasmas in der ruhenden Zelle“ scheint in weiterer Verfolgung der bekannten M. Heidenhainschen Theorien mit Hilfe der neueren technischen Mittel ein interessantes Kapitel der Cellularhistologie und auch der Physiologie bilden zu sollen. Durch die eingehendere Behandlung der übrigen Strukturverhältnisse wollte ich die Analogie des cerebrospinalen und sympathischen Nervensystems um ein Kleines deutlicher machen helfen.

Die Untersuchungen, deren Resultate hier vorliegen, waren ihrem Ende nahe, als Herr v. Lenhossék, mit dem ich an demselben Institut thätig zu sein die Ehre hatte, seine Beobachtung über das von ihm sogenannte „Centrosom und Sphäre in den Spinalganglien des Frosches“ in einem Vortrag veröffentlichte. Wie dieser Forscher am Ende seines in den Sitzungsberichten der Würzburger physikalisch-medizinischen Gesellschaft erschienenen Vortrags voraussagte, ist also dem von ihm gelieferten ersten Nachweis von „Centrosom und Sphäre“ in Nervenzellen ein zweiter bald nachgefolgt. Wenn mir nun auch in dankenswerter Weise mancher Meinungsaustausch ermöglicht war, so habe ich doch für meine Untersuchungen und Ansichten volle

Selbständigkeit gewahrt; es haben sich denn auch neben mehreren einander entsprechenden Punkten einige Verschiedenheiten der Resultate und der theoretischen Ansichten ergeben, die sich nicht aus der Verschiedenheit des Objektes allein erklären.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Geheimrat Waldeyer war mir ferner nach Abfassung dieser Arbeit ein Bericht zugänglich über den Vortrag Prof. Flemmings (Basel 1895), worin dieser Forscher über seine neuen Untersuchungen an der Spinalganglienzelle berichtete. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass meine Resultate in keinem wesentlichen Punkte den von Herrn Flemming erzielten widersprechen. Doch möchte ich die Entscheidung anderen Untersuchungen überlassen.

Berlin, September 1895.

Literatur.

1. J. Arnold, Ueber die feineren Verhältnisse der Ganglienzelle in dem Sympathicus des Frosches. Virchow's Arch. 1865. 32. B.
2. Derselbe, Ein Beitrag zur feineren Struktur der Ganglienzelle. Virchow's Arch. 1867. 41. B.
3. Courvoisier, Ueber die Zellen der Spinalganglien, sowie des Sympathicus beim Frosch. A. f. mikr. An. IV. B. 1868.
4. Flemming, Der feinere Bau der Spinalganglienzelle. Festschr. f. Henle, 1882.
5. Derselbe, Der feinere Bau der Spinalganglienzelle. Vortrag geh. auf dem Anatomenkongress zu Basel 1895.
6. M. Heidenhain, Kern und Protoplasma. Festschrift f. v. Kölliker 1892.
7. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zu Kern und Zellenprotoplasma. A. f. mikr. Anat. 1894.
8. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. II. B., 1. H. 1893.
9. Derselbe, Ueber die feinere Anatomie und die physiologische Bedeutung des sympathischen Nervensystems. Vortrag, geh. auf der 66. deutschen Naturforscherversammlung zu Wien 1894.
10. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Licht neuester Forschungen. 2. Aufl. 1895.

11. Derselbe, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Sitzungsbericht der Würzburger physik.-medic. Gesellschaft 1895.
12. S. Mayer, Das sympathische Nervensystem, Stricker's Handbuch der Gewebelehre 1871.
13. G. Mann, Anat. Anz. 1870. VI. J.
14. Pecqueur, Krit. Bemerkungen üb. die Bedeutung der Kunstprodukte etc. Neurol. Centralbl. 1886.
15. Ranvier, Techn. Lehrb. 20. Kap. 1888.
16. G. Schwalbe, Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzelle. Jen. Zeitschr. f. Nat. X. B.
17. Derselbe, Lehrb. der Neurologie 1881.
18. A. Smirnow, Arch. f. mikr. An. 35. B. 1890.
19. Vas, Studien über den Bau des Chromatins in der symp. Ganglienzelle. A. f. mikr. An. 40. B. 1892.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVIII.

Die mikroskopischen Bilder wurden bei einer Vergrösserung von 500 mit Hülfe eines Zeissschen Zeichenapparats bei doppelter Beleuchtung auf den Arbeitstisch projiciert, die Zeichnungen also bei einer etwa 600fachen Vergrösserung angelegt und mit Bleistift und Wischer ausgeführt. Centralkörper, Nucleolen und das Chromatingerüst der Bindegewebskerne sind als absolut schwarz anzunehmen.

Fig. 1. Nervenfortsatz, Lage des Kerns, Grösse der Zelle 50 : 30, des Kerns 14 : 10 μ.

Fig. 2. Zwischen Kern und Sphäre über einander geschichtete gröbere Schollen. Gr. d. Z. 60 : 40, des Kerns 20 : 14.

Fig. 3. Nervenfortsatz, Lage des Kerns, Gr. d. Z. 34 : 30, des K. 12 : 10.

Fig. 4. Nervenfortsatz, Spiralfaser. Gr. d. Z. 45 : 35, des K. 14 : 10.

Fig. 5. Grösse der Zelle 40 : 20, des K. 14 : 10, Durchmesser der Sphäre 7 μ, Abstand von der Zellspitze 10, vom Kern 4 μ.

Fig. 6. Zwischen Kern und Sphäre über einander geschichtete Schollen. Gr. d. Z. 50 : 44, des K. 14 : 12, Durchm. d. Sphäre 6 μ.

Fig. 7. Kern gelappt. Gr. d. Z. 40 : 30, Gr. d. K. 15 : 10, Durchm. d. Sphäre 14 : 12.

Fig. 8. Nervenfortsatz. Gr. d. Z. 30 : 25, Gr. d. K. 10 : 5.

Fig. 9. Nervenfortsatz. Gr. d. Z. 54 : 30, Gr. d. K. 18 : 12, Durchm. d. Sphäre 7 μ, ihr Abstand von d. Spitze 20 μ.

Fig. 10. Nervenfortsatz, Spiralfaser. Gr. d. Z. 40 : 25.

Nachtrag.

Zur Frage nach dem Vorkommen der Schein-Reduktion[1]) bei den Pflanzen.

Von

Dr. **Valentin Häcker,**
a. o. Professor und Assistent am zoologischen Institut
der Universität Freiburg i. B.

Strasburger hat vor einiger Zeit[2]) eine phylogenetische Erklärung des Reduktionsvorganges zu geben versucht und ist

1) Wie bekannt sein dürfte, habe ich vor mehr als drei Jahren (Die het. Kernth. im Cykl. d. gen. Z., 1892, p. 31 [190]) dem in Frage stehenden Princip zuerst in voller Schärfe die jetzt mehrfach anerkannte Fassung gegeben und habe damals schon von einer scheinbaren Reduktion gesprochen. Seither bin ich in mehreren Schriften für seine Begründung und Anerkennung eingetreten und habe speciell auch die erste Reifungstheilung — u. A. auf Grund der unzweideutigen Befunde vom Rath's bei Gryllotalpa (l. c. p. 16) — in entsprechender Weise gedeutet. Rückert ist bei späterem Anlass meiner Urheberschaft durchaus gerecht geworden (Erg. d. An. u. Entw., 3. Bd., 1894, p. 541) und hat, ohne das Princip selbst im weiteren zu begründen, die Bezeichnung „Pseudoreduktion" vorgeschlagen, was ich dann angenommen habe.

So ist es gekommen, dass nunmehr das Princip bereits schlechtweg als „Rückert's Pseudoreduktion" citirt wird. Ich halte nun zwar derartige Auseinandersetzungen, soweit sie nur kleinliche Eifersüchteleien sind, für eine durchaus unnöthige Beigabe sachlicher Mittheilungen, fühle mich aber in diesem Fall dazu verpflichtet, gegen die weitere Einbürgerung dieser Eigenthumsübertragung entschieden zu protestiren und möchte nunmehr meinerseits in Anlehnung an die obige Bezeichnung „scheinbare Reduktion". die vielleicht etwas handlichere Modifikation „Scheinreduktion" in Vorschlag bringen.

2) E. Strasburger, The Periodic Reduction of the number

dabei von dem Satze ausgegangen, dass in den Mutterzellen der Geschlechtsprodukte (Embryosack- und Pollenmutterzellen, thierische Ei- und Samenmutterzellen) die reducirte Zahl der Chromosomen schon beim Eintritt in die erste Theilung bestehe.

Da dieser Satz zoologischerseits nicht mehr allgemein anerkannt wird, da vielmehr wohlbegründete Thatsachen mit demselben in Widerspruch stehen, so waren die beiden Fragen aufzuwerfen [1]), ob die von den Botanikern gegebenen Bilder wirklich so unzweideutig sind, dass sie bezüglich der botanischen Objecte zur bedingungslosen Festhaltung der älteren zoologischen Auffassung berechtigen, und zweitens, ob es sich speziell bei der ersten Theilung der Embryosack- und Pollenmutterzellen nicht um eine scheinbare Reduktion handle.

Auf die erste Frage ist Strasburger am Schluss seiner letzten Arbeit [2]), in welcher er eine neue Interpretation der fraglichen Kerntheilungsbilder giebt, eingegangen. Strasburger weist selbst auf die grosse Aehnlichkeit hin, welche die Vorgänge in den Kernen der Einmutterzellen von Cyclops und der Pollenkörner zeigen, betont aber auf Grund seiner eigenen Beobachtungen mit Nachdruck, dass bei pflanzlichen Objekten bei der ersten Theilung zwei Längsspaltungen aufeinander folgen. Nun stehen aber diesen Angaben die — unmittelbar vorher und gleichzeitig gemachten — Beobachtungen von Belajeff [3]), Miss Sargant [4]) und Farmer [5]) entgegen, denen zu Folge die erste

---

of the Chromosomes in the Life-History of Living Organisms. Ann. of Bot., Vol. VIII, 1894. — Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl., 8. Bd., 1894.

1) V. Häcker, The Reduction of the Chromosomes in the Sexual Cells as described by Botanists; A reply to Professor Strasburger. Ann. of Bot., Vol. IX, 1895.

2) E. Strasburger, Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot., 28. Bd., 1895.

3) W. L. Belajeff, Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, 1894, Ergänzungsband.

4) E. Sargant, Some Details of the First Nuclear Division in the Pollen-Mother-Cells of Lilium Martagon. Journ. R. Miscr. Soc., 1895.

5) Vgl. J. Bretland Farmer und J. E. S. Moore, On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear Divisions in Animals and Plants. Anat. Anz., 11. Bd., 1895.

Theilung der Pollenmutterzellen im Allgemeinen dem bekannten Rabl'schen Schema entsprechend, d. h. unter einmaliger Längsspaltung, verläuft, und ebenso theilt Toyama[1]) in kurzem mit, dass die Bildung des Pollens „shows much more similarity with the mode of reduction observed of animals". Angesichts dieser sich durchaus widersprechenden Angaben möchte ich auch jetzt noch die erste Frage für eine offene halten.

Auf die zweite, mehr specielle Frage ist Strasburger nicht eingegangen. Es wäre dies umso wünschenswerther gewesen, als diese Frage in engster Berührung steht mit den Ansichten Strasburgers über die phylogenetische Entstehung der Reduction. Strasburger fasst nämlich[2]) die sogenannte „reducirte" Zahl als den phylogenetisch ursprünglichen Zustand auf, wie er den Kernen jener Organismen zukam, die sich geschlechtlich erst differenzirt haben. Als Begründung führt Strasburger an, dass diese „reducirte" Zahl bei Phanerogamen und Metazoen sich da einstellt, wo die — in die ungeschlechtliche Generation einbezogene — Geschlechtsgeneration ihren Anfang nimmt, nämlich bei dem Auftreten der Embryosack- und Pollenmutterzellen, bezw. der Ei- und Samenmutterzellen. Es ist klar, dass die Strasburger'sche Auffassung etwas modificirt werden müsste, wenn es sich herausstellt, dass in den betreffenden Zellen nur eine Schein-Reduktion vorliegt.

In diesem Sinne habe ich in meiner ersten Erwiderung an Strasburger — ohne auf die Theorie selbst einzugehen — die Frage gestellt, ob die von den Botanikern bisher beschriebenen Reduktionen nicht bloss Schein-Reduktionen sind. Es ist ja sehr wohl denkbar, dass der Schlüssel zur beiderseitigen Verständigung irgendwo ganz anders liegt. Da nun aber einmal die Vorstellung der Schein-Reduktion eine ganze Reihe von Erscheinungen auf zoologischem Gebiet, vor Allem die „reducirte" Chromosomenzahl bei Furchungstheilungen und beim Auftreten der Genitalzellen, in einfacher Weise erklärt, so wird man sich der Erörterung dieses Punktes doch nicht ganz entschlagen dürfen.

---

1) K. Toyama, On the Spermatogenesis of the Silk-Worm. Bull. Agr. Coll. Imp. Un. Tokyo. Vol. II, 1894, S. 25.

2) Ueber periodische Reduction u. s. w., S. 823 f., S. 852.

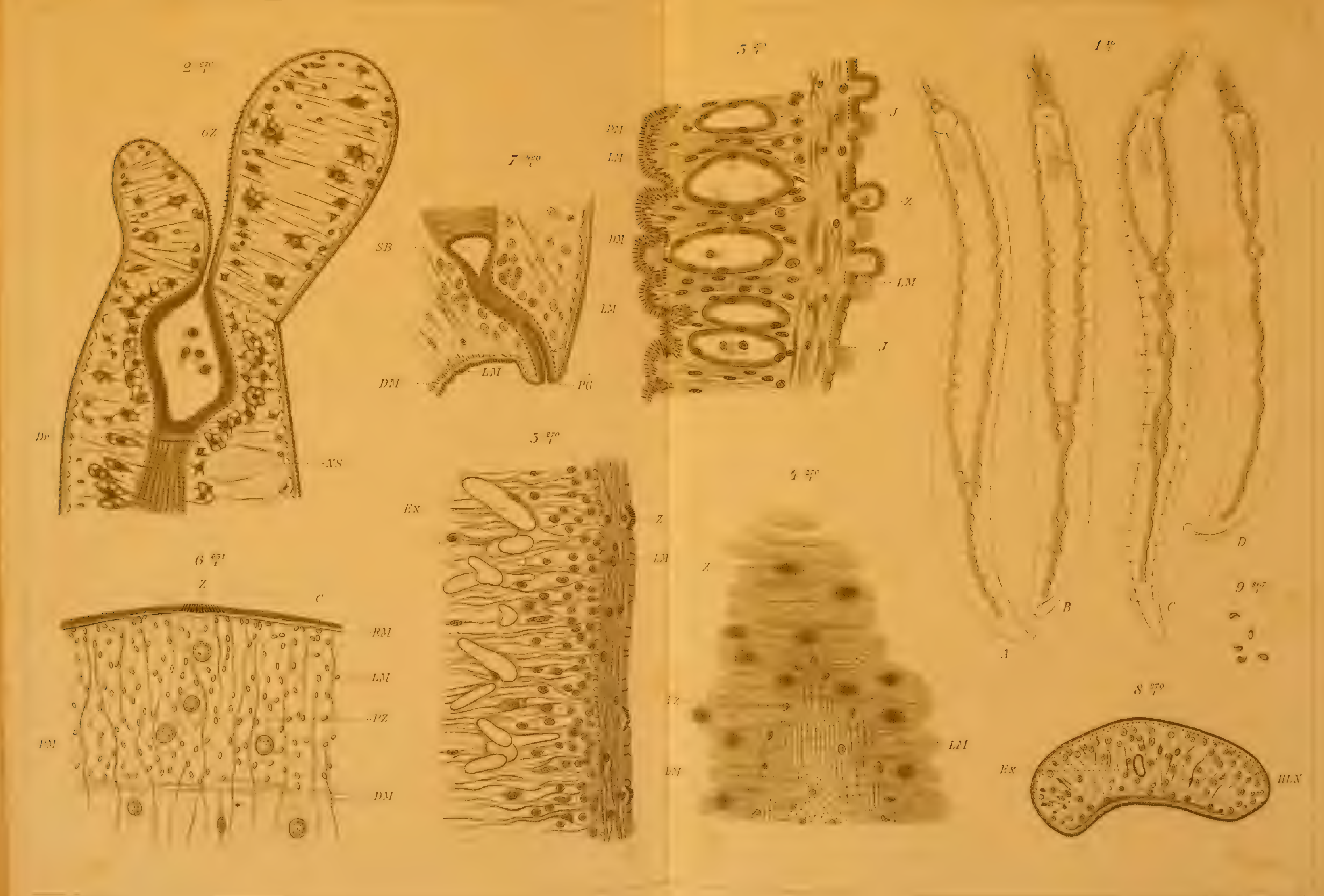
So scheint mich denn auch J. Beard missverstanden zu haben, wenn er von mir sagt[1]): „Apparently it does not occurr to him that the something lacking to complete agreement might lie at the door of the zoologist himself.“

Ich bin mir nicht bewusst, durch die Form meiner Auseinandersetzung diesen Vorwurf der Einseitigkeit verdient zu haben, glaube vielmehr J. Beard entgegenhalten zu dürfen, dass durch kritische Gegenüberstellung der einzelnen Befunde wohl noch manche Schwierigkeiten aus dem Wege geräumt werden müssen, ehe auf unserm Gebiet ein „universal law“ aufgestellt werden kann, wie dies soeben von Seiten Beard's, unter Hinwegsetzung über widerstrebende Thatsachen, mit mehr als gewöhnlicher Emphase unternommen worden ist.

Freiburg im Breisgau, den 23. November 1895.

1) J. Beard, On the Phenomena of Reproduction in Animals and Plants, on antithetic Alternation of Generations, and on the Conjugation of the Infusoria. Anat. Anz. II. Bd. 1895.

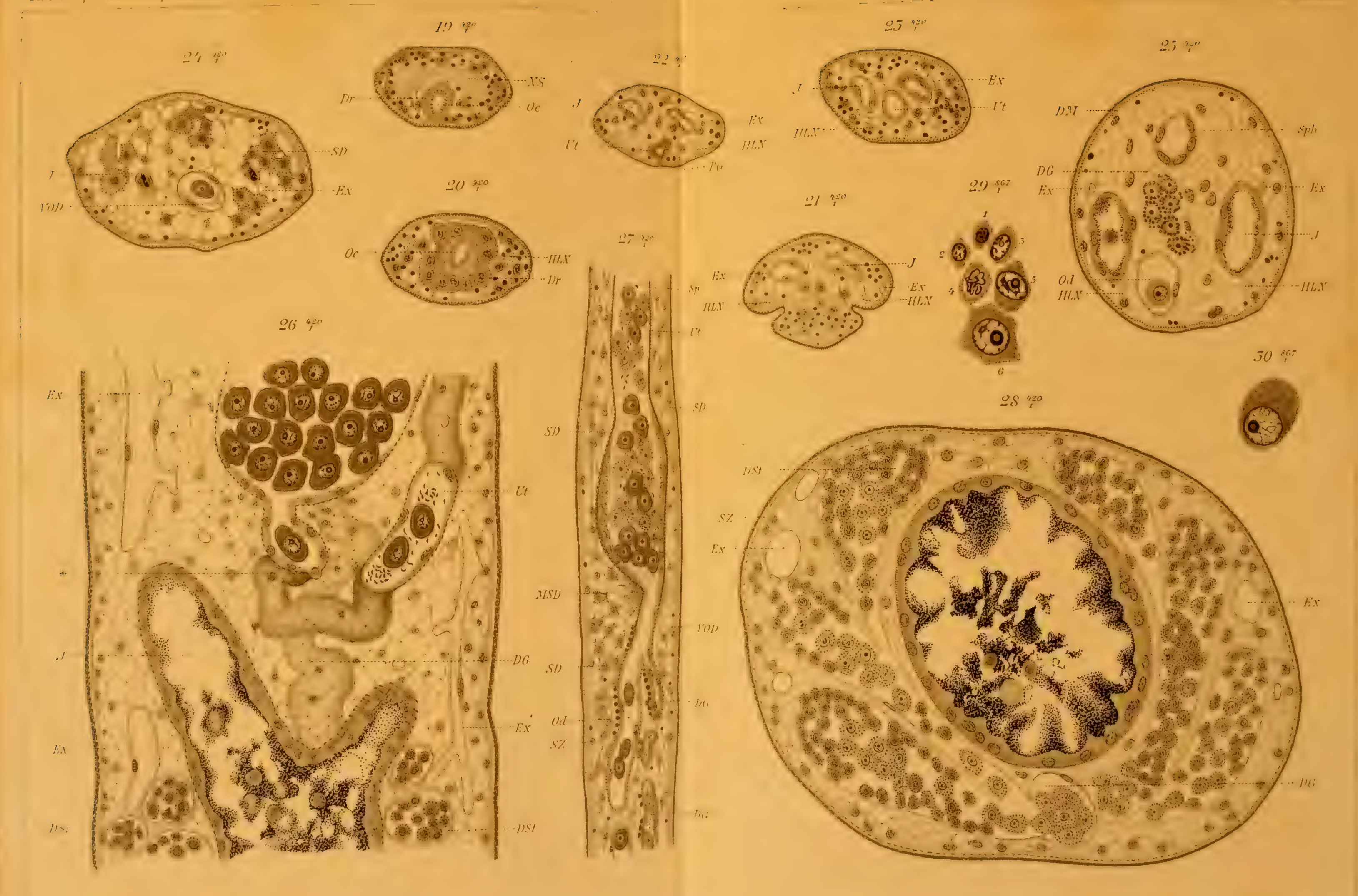
Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.



2
GZ
Dr
NS
7
SB
DM
LM
PG
3
J
Z
1
A
B
C
D
5
Ex
6
C
RM
PZ
PM
4
9
8
HLN



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

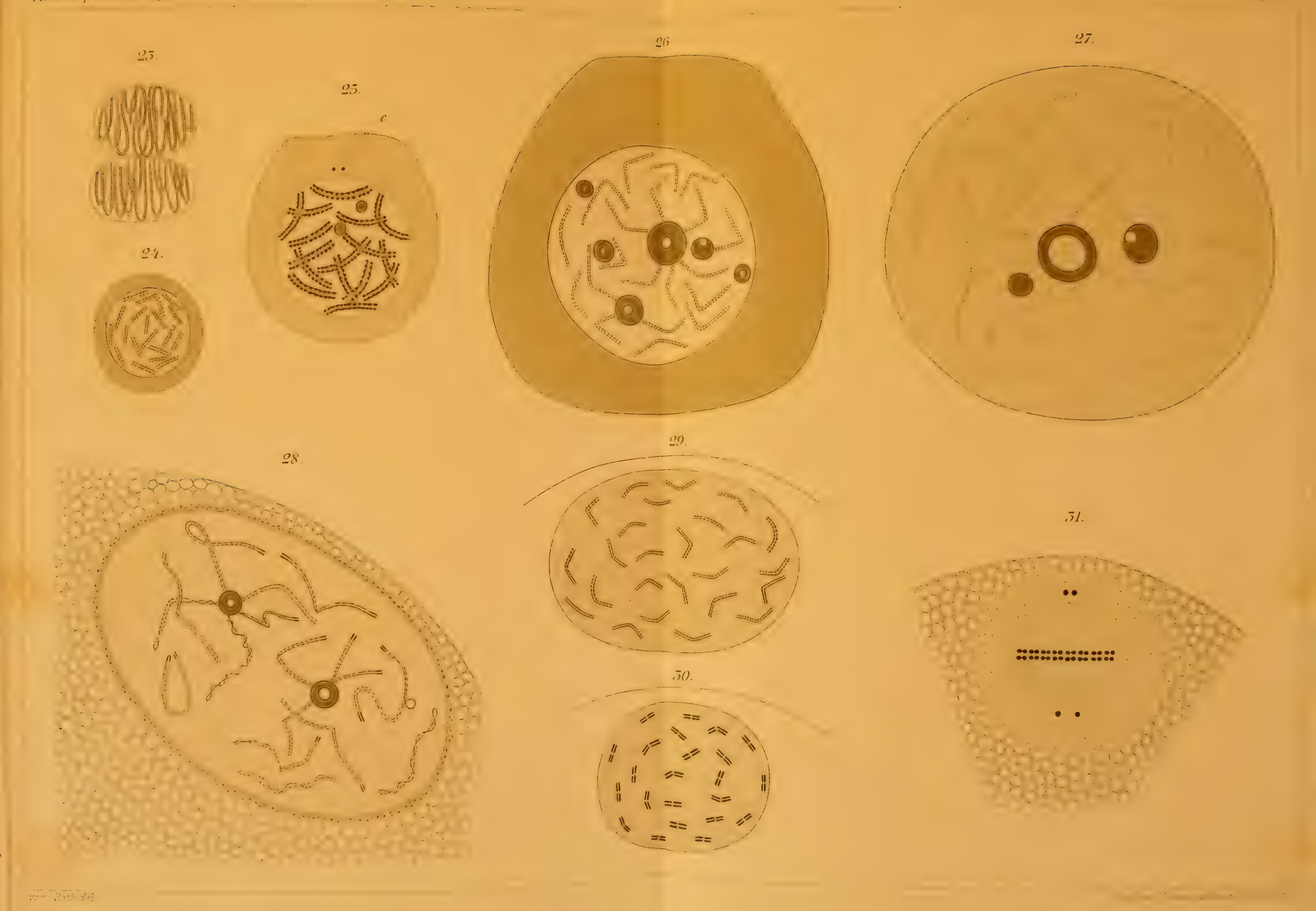

19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
NS
Oc
Dr
J
Ex
Ut
HLN
Po
SD
VOD
DM
Sph
DG
Od
Sp
MSD
SZ
DSt


1
11.
2.
3.
4.
5
6.
10
7.
9.
8.

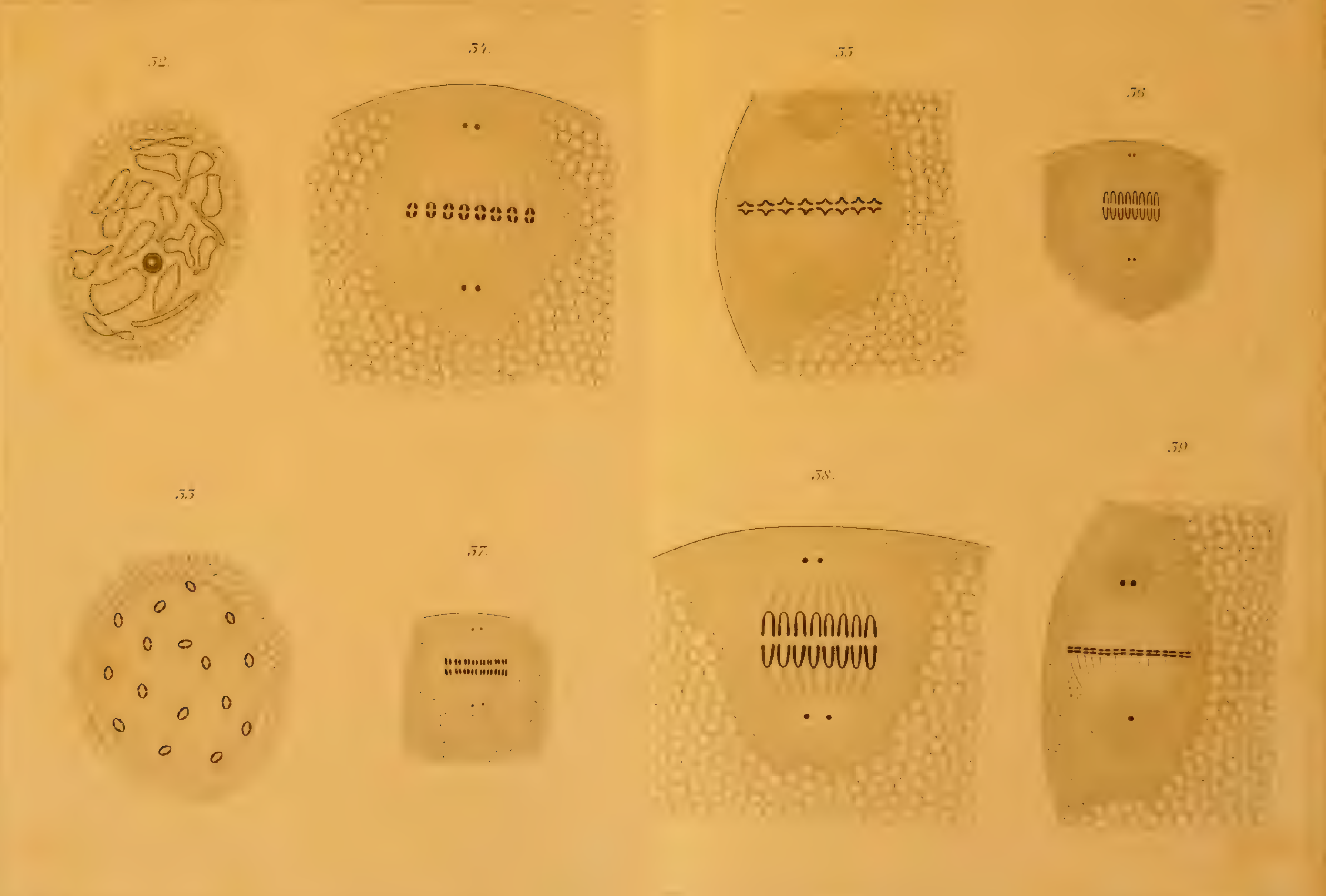

1.
3.
2.
4
6
5.
8.
9.
7.
10.



vom Rath del.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



von Rath del.


52.
54.
55.
56.
53.
57.
58.
59.

1

end cap cap cap end end cap cap ep ep end ep ep cap cap ep pig pig bg

2

cap cap cap cap cap cap cap cap cap ep ep end end end

3

cap cap" ep end. end cap cap cap cap end cap ep ep

4

sc cap cap bl. sc ep end end

5

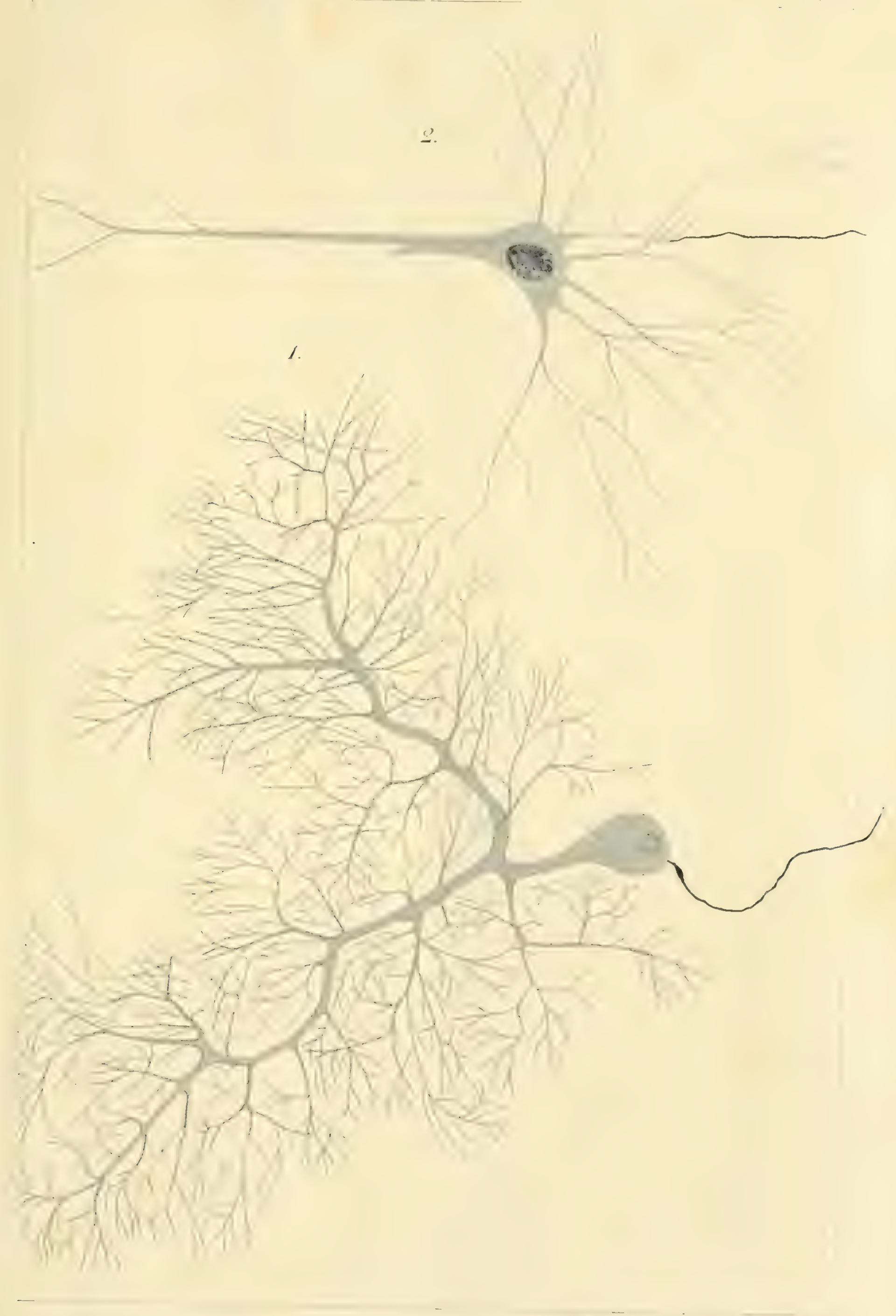
bg ep" ep cn cn cn ep bg ep

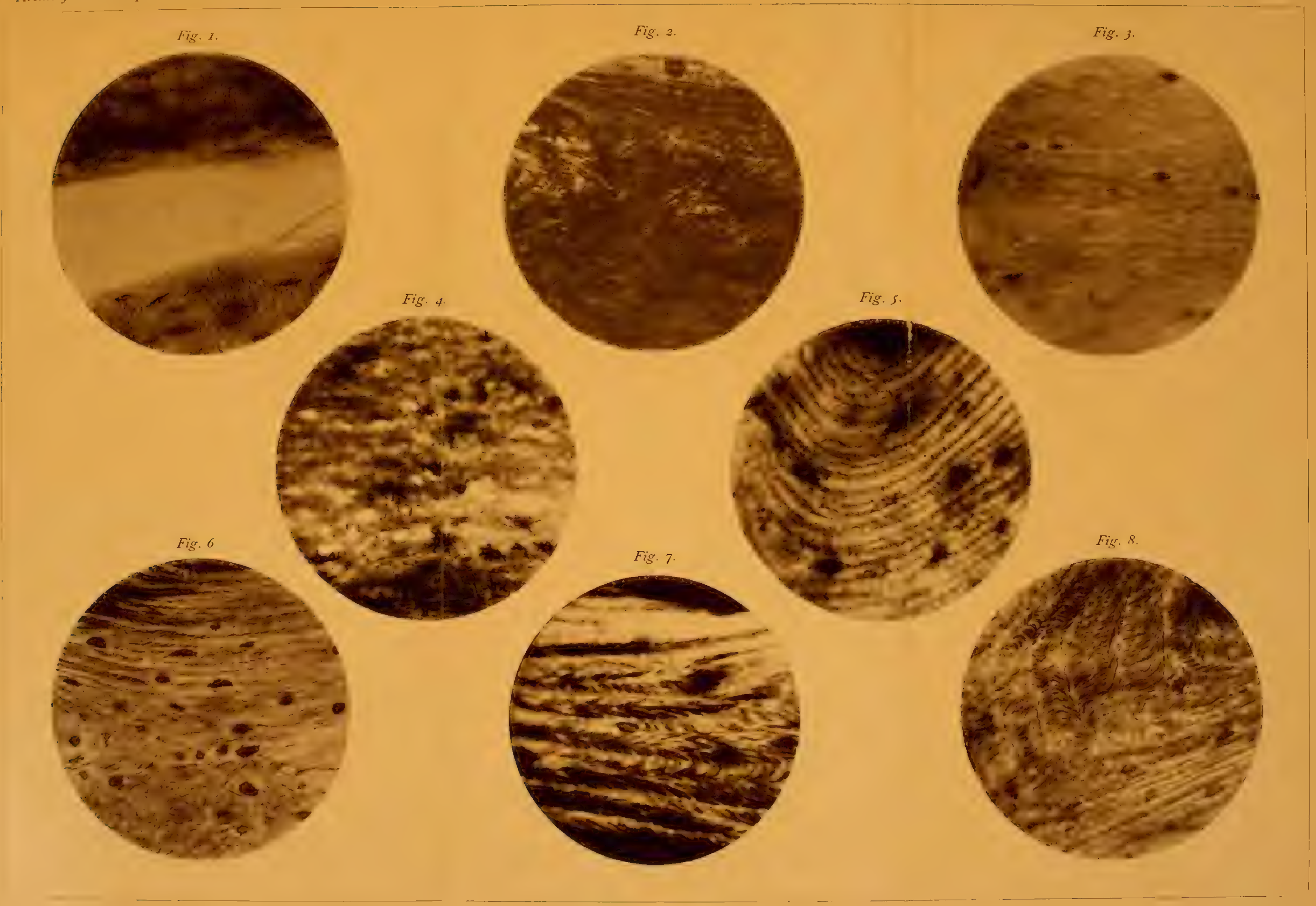
6

bg ep ep end ft ep cap cap. ep cap bg ep' ep" ep sch. ep

7

alv. ep end cap alv. ep. ep alv. sch.


2.
1.



Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.


1
2
3.
4.
5.





12
8.
9
10
14.
11A
11B
13.
15.

1.

2.

3.

4.

8.

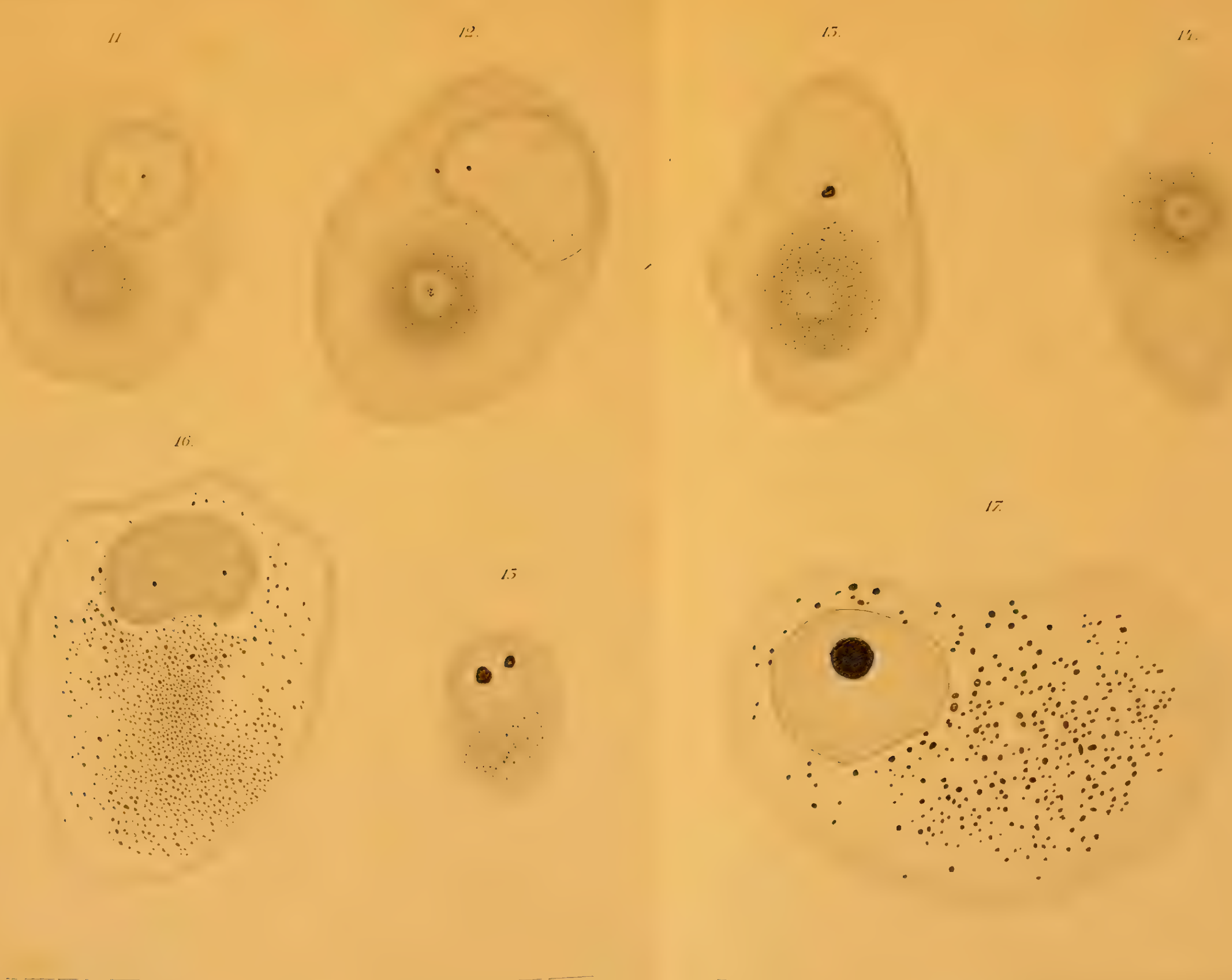
5.

6.

7.

9.

10.

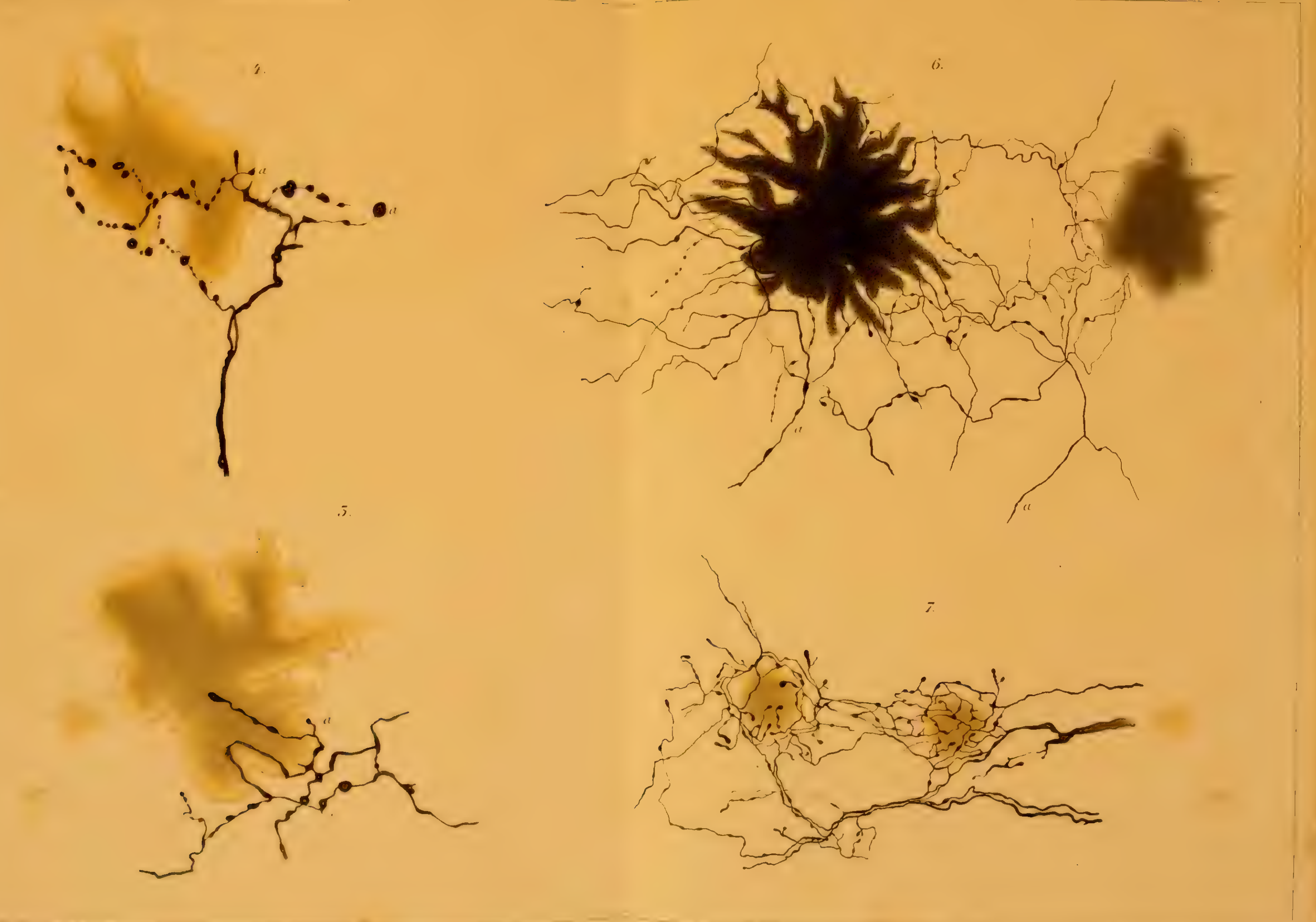


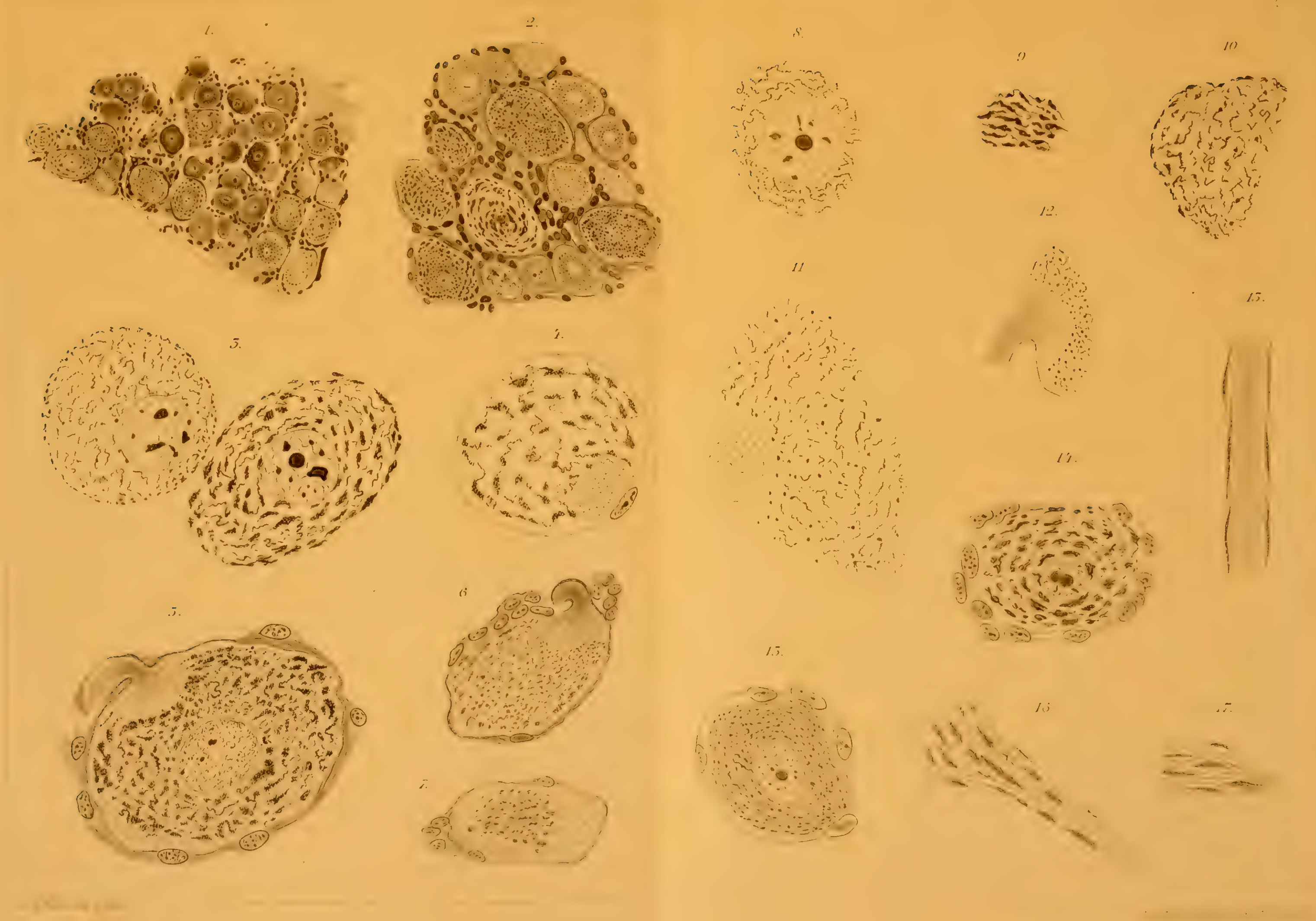
v. Lenhossék gez.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



Ei rth ad nat. del


4.
a
a
5.
a
6.
a
a
7.

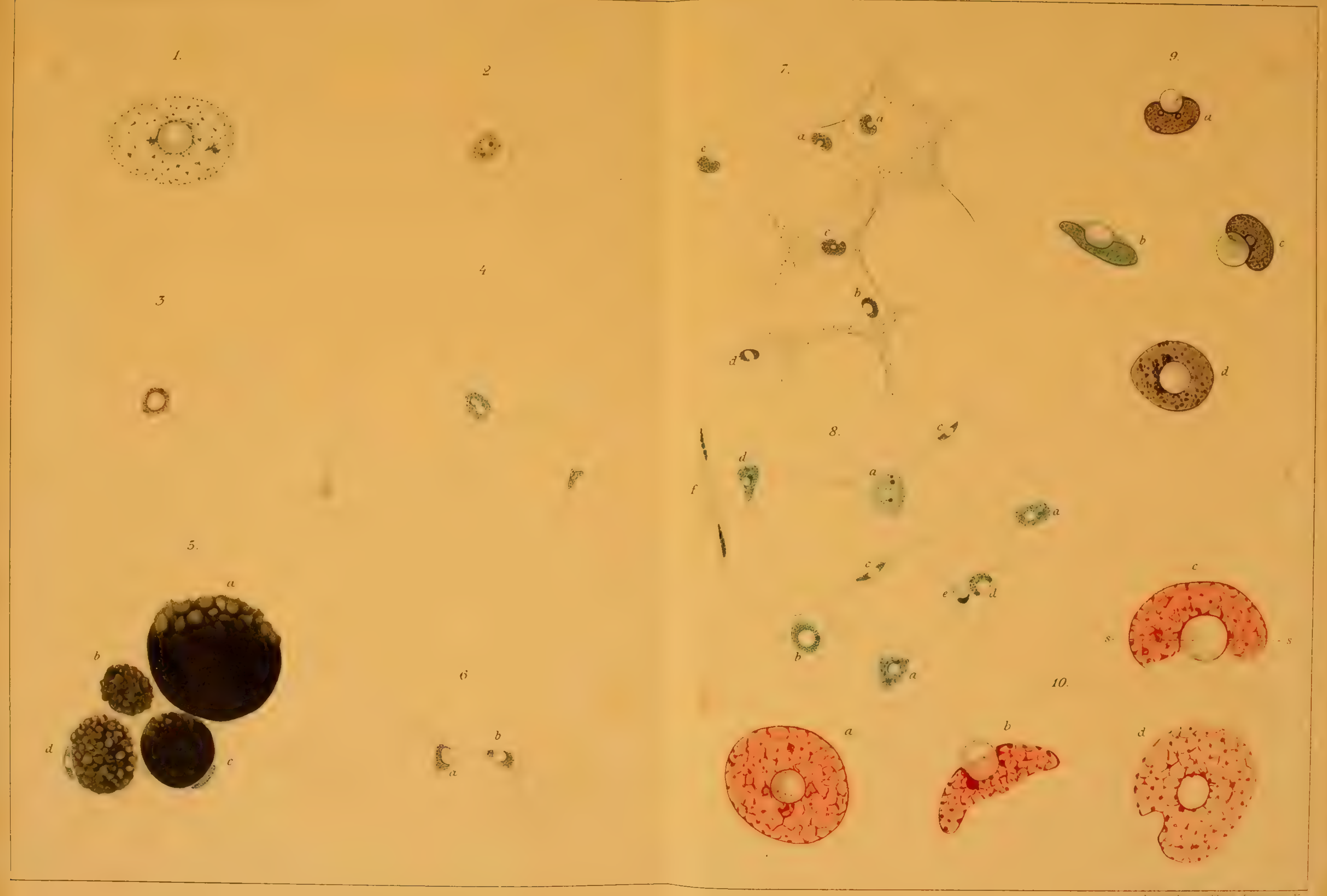

1.
2.
3.
4.
5.
6
7.
8.
9
10
11
12.
13.
14.
15.
16
17.

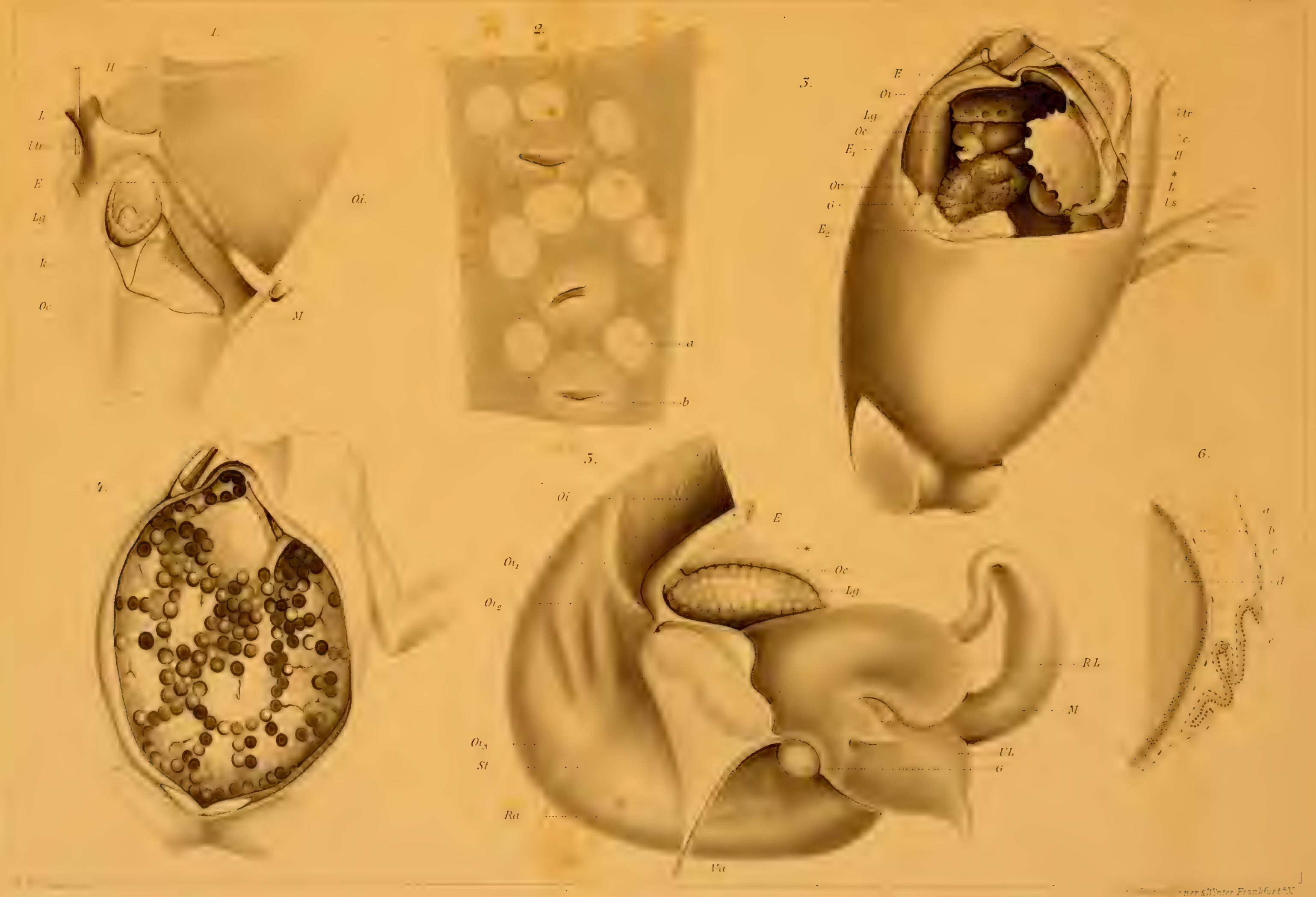
lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

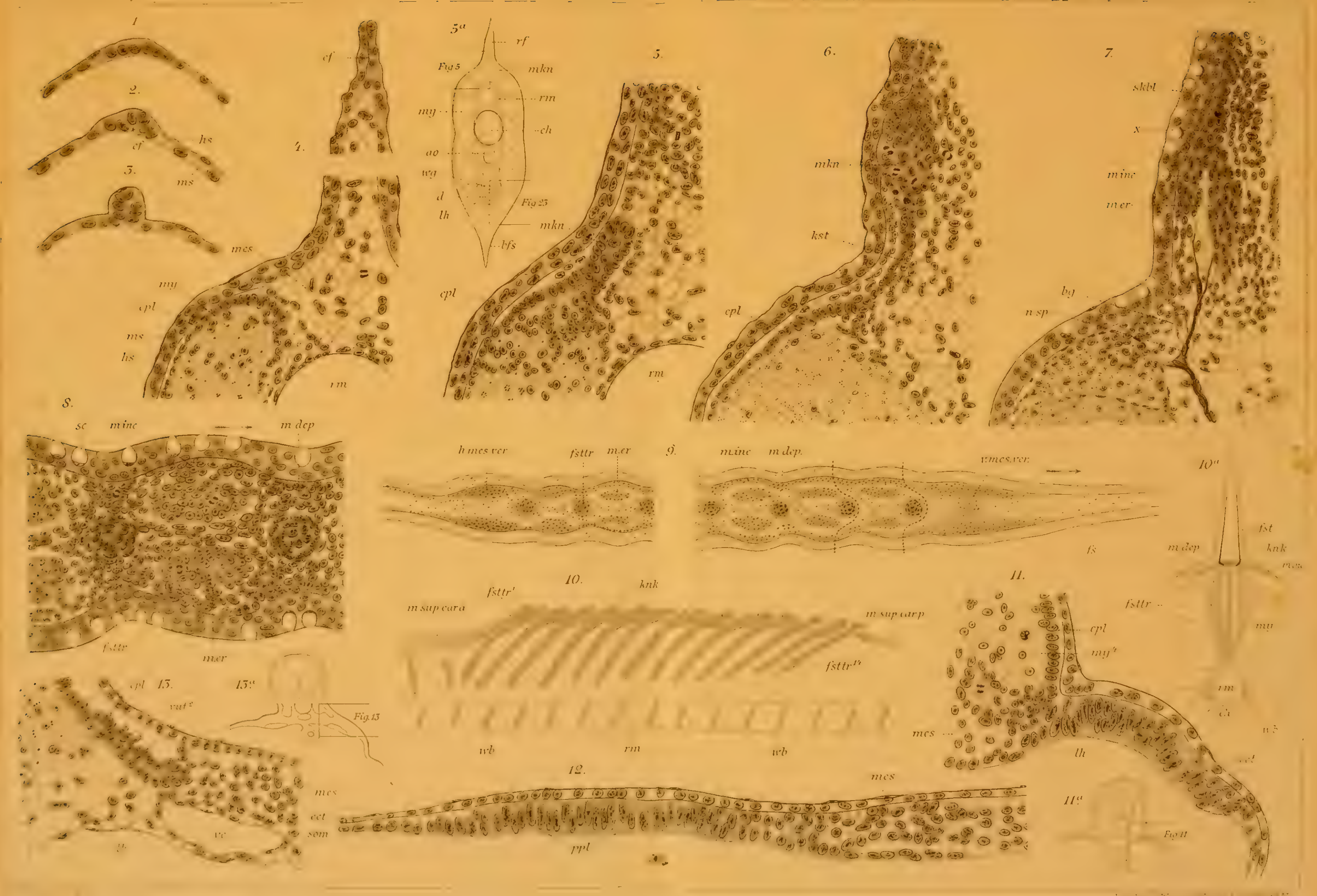


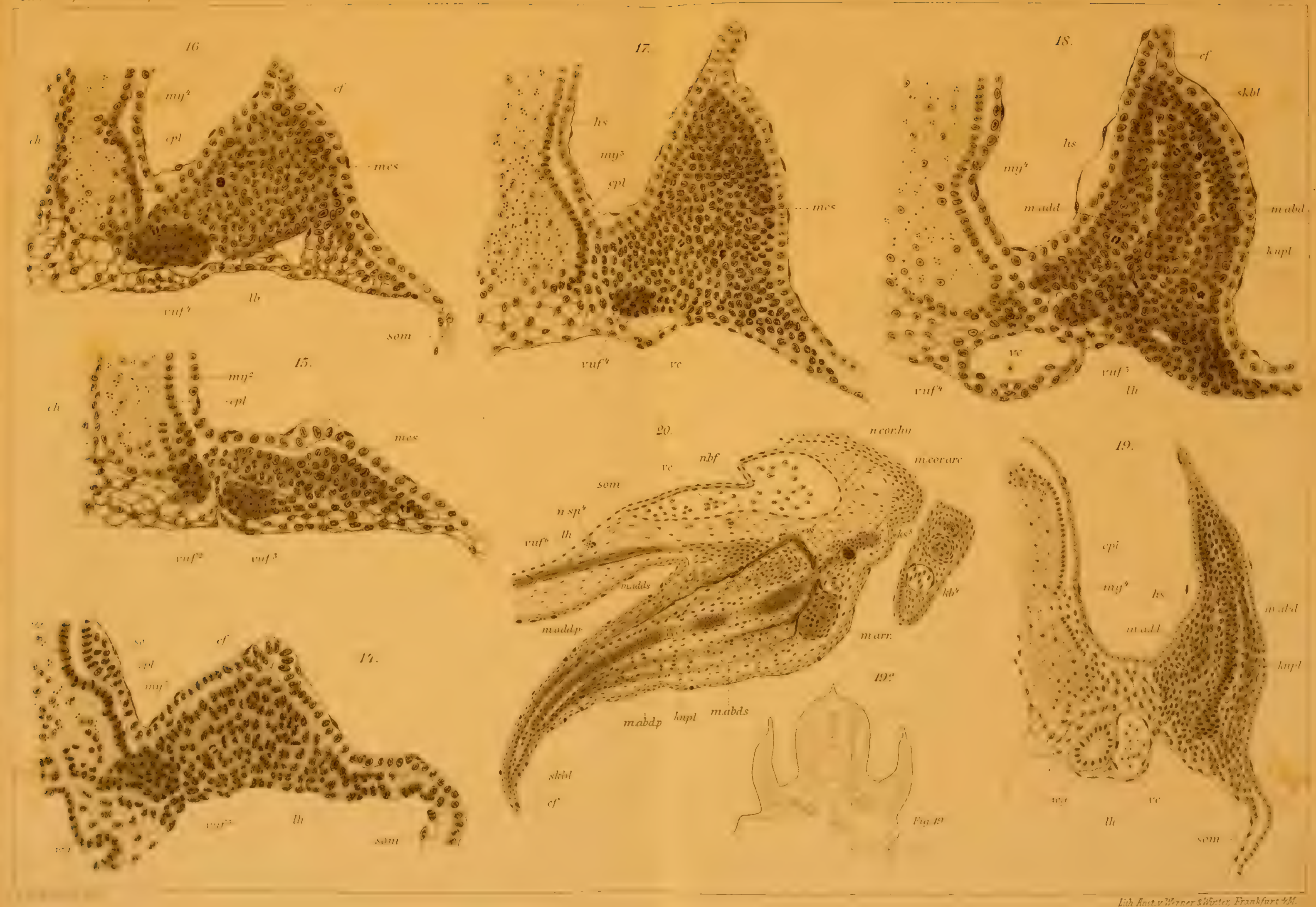
Adolf Dehler gez.

Meisenbach, Riffarth & C. [illegible]


1.
2
7.
9.
a
c
b
4
3
d
8.
f
e
5.
6
10.
s

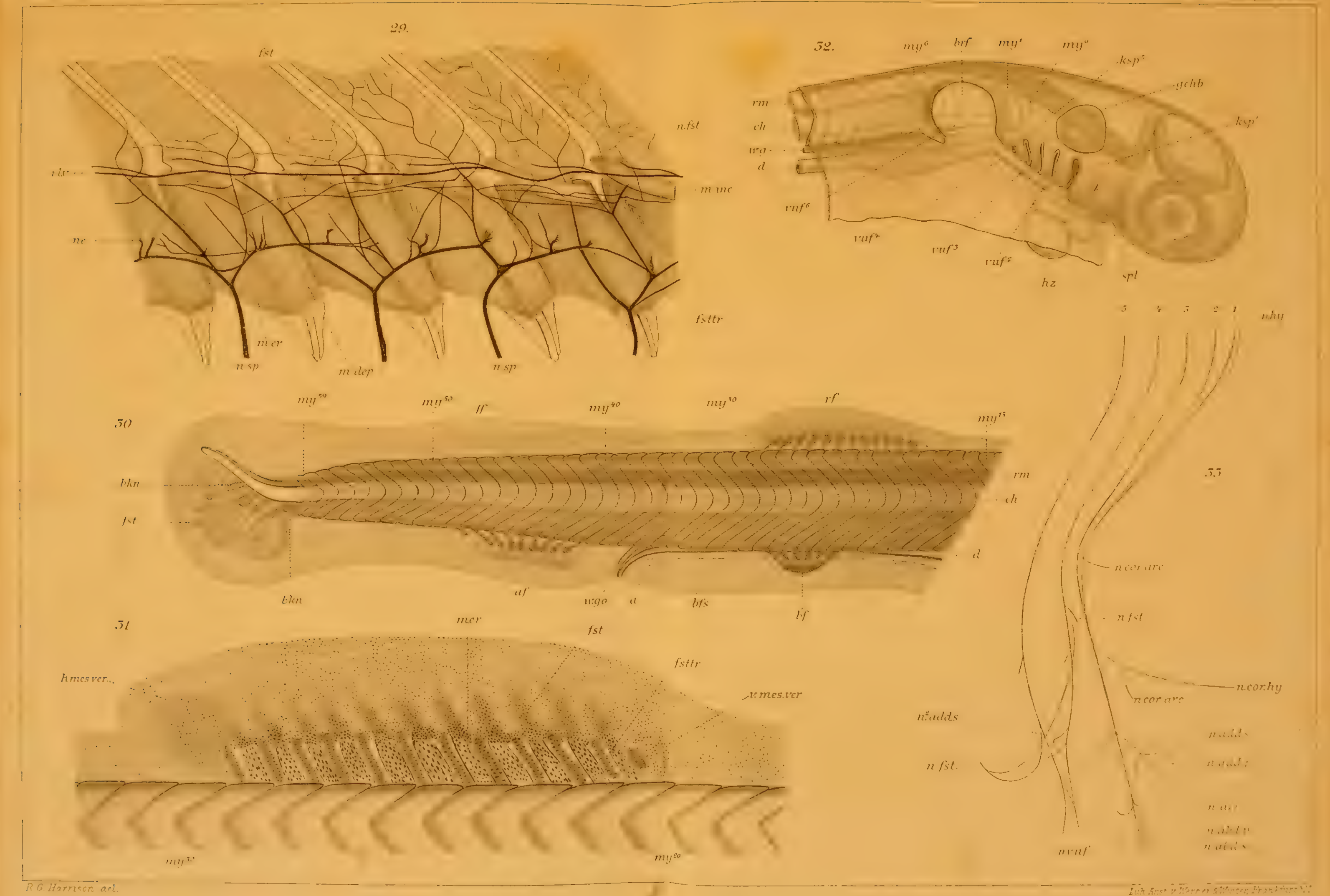

1.
H
L
Ur
E
Lg
k
Oc
Oi.
M
2.
a
b
3.
E
Oi
Lg
Oc
E_1
Ov
G
E_2
Ur
c.
H
*
L
Us
4.
5.
Oi
E
*
Oc
Lg
Oi_1
Oi_2
RL
M
Oi_3
St
UL
G
Ra
Va
6.
a
b
c
d
e





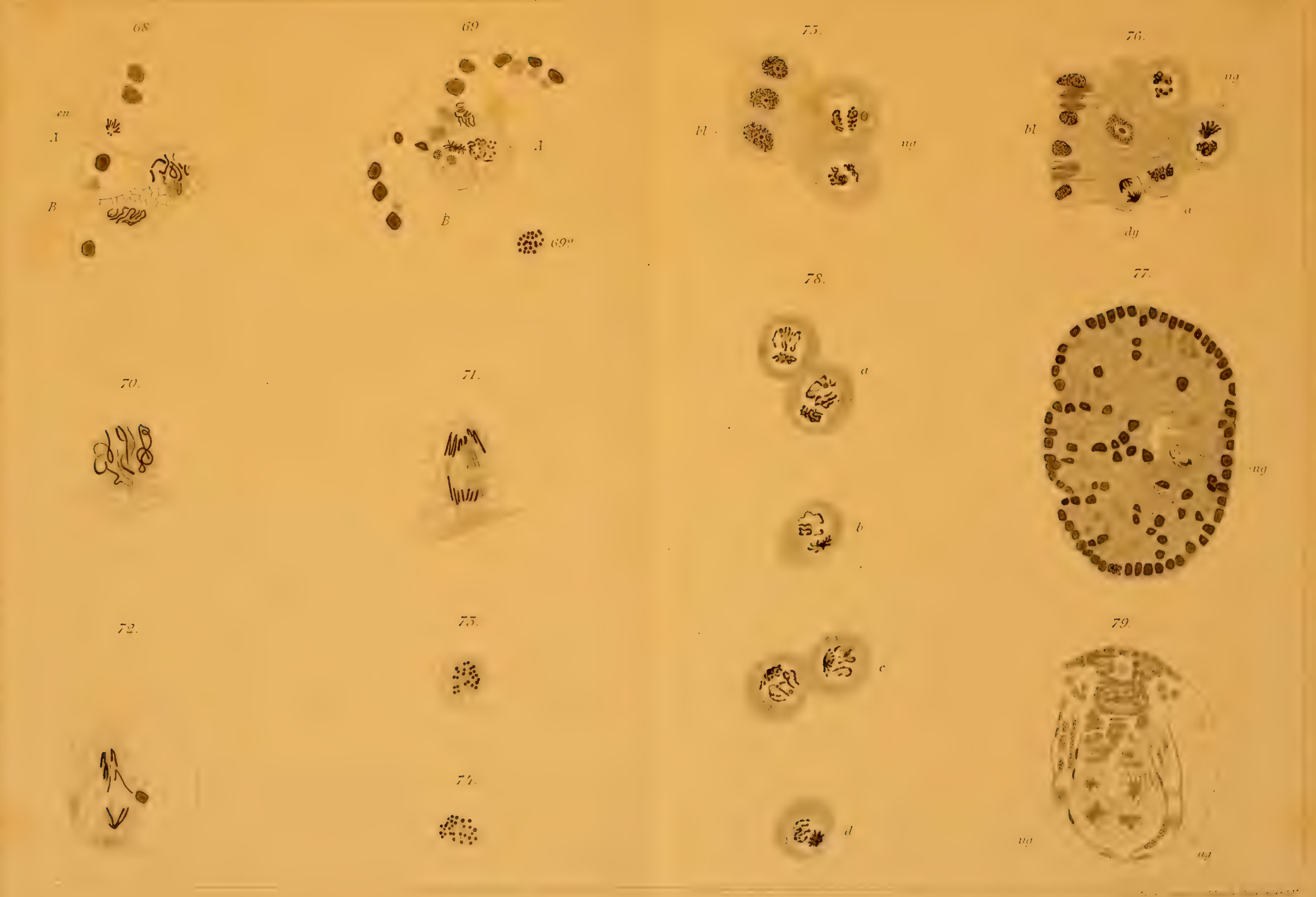
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


23.
24.
25.
26.
24.a
26.a
27
28.
21.
22.
d
lh
wf
vsi
cpl
my25
mes
mkn
sc
cf
mkn26
bfs
lh
knpl
m.add.s
m.add.p
m.abd.s
m.abd.p
skbl
myk
mknk
mesk
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 24
Fig. 26
ph
gehb
ect
vuf5
vuf4
vuf3
vuf2
vuf1
wg
ksp1
vc
kb4
kb3
kb2
kb1
som
zbb
kfb
my0
my1
my2
my3
my4
my5
my6
my7


29.
fst
n.fst
rlv
m inc
ne
fsttr
m cr
n sp
m dep
n sp
32.
my6
brf
my1
my0
ksp2
gchb
ksp1
rm
ch
wg
d
vuf6
vuf4
vuf3
vuf2
hz
spl
5
4
3
2
1
nhy
30
my59
my50
ff
my40
my10
rf
my15
bkn
fst
rm
ch
d
af
wgo
a
bfs
bf
bkn
31
mcr
fst
fsttr
h.mes.ver
v.mes.ver
my30
my20
33
n.cor.arc
n.fst
n.cor.hy
n.cor.arc
n2.adds
n.fst.
n.vuf
R. G. Harrison del.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.


1.
kbl
2.
3a
3b
4.
25.
rkI
26.
27.
28.
29a
29b
sp
9.
5.
6
7.
8.
30.
31.
rkI
32
33
34
10.
14.
11.
12.
13.
35.
36.
39
sp
15.
16.
rkI
17.
rkI
18.
19.
37.
38.
41.
42.
20.
21.
22.
23.
24.
40.
sp
rspII

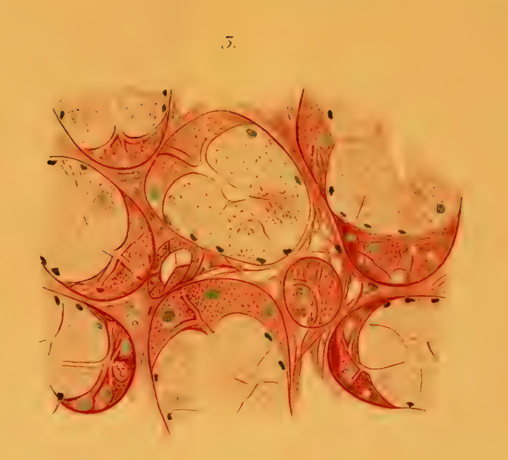

43.
44.
45.
46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.
55.
56.
57.
58.
59.
60.
61.
62.
63.
64.
65.
66.
67.
ven
cen
st
cen'
A
B


68
69
75.
76.
en
A
B
A
B
69a
bl
ng
bl
ng
a
dy
78.
77.
70.
71.
a
ng
b
72.
73.
79.
74.
c
d
ng
ng

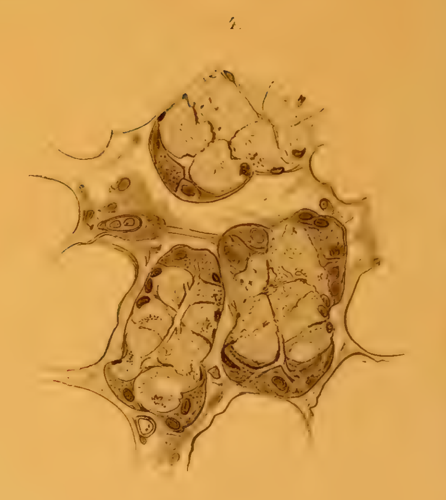
1.



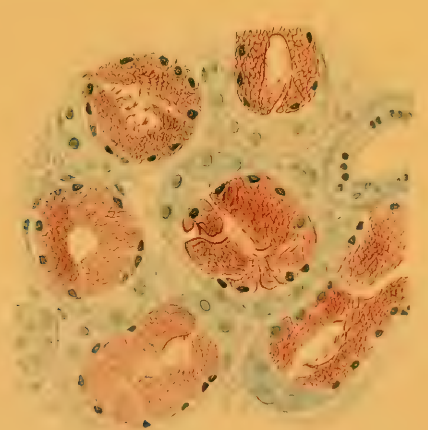
3.



4.

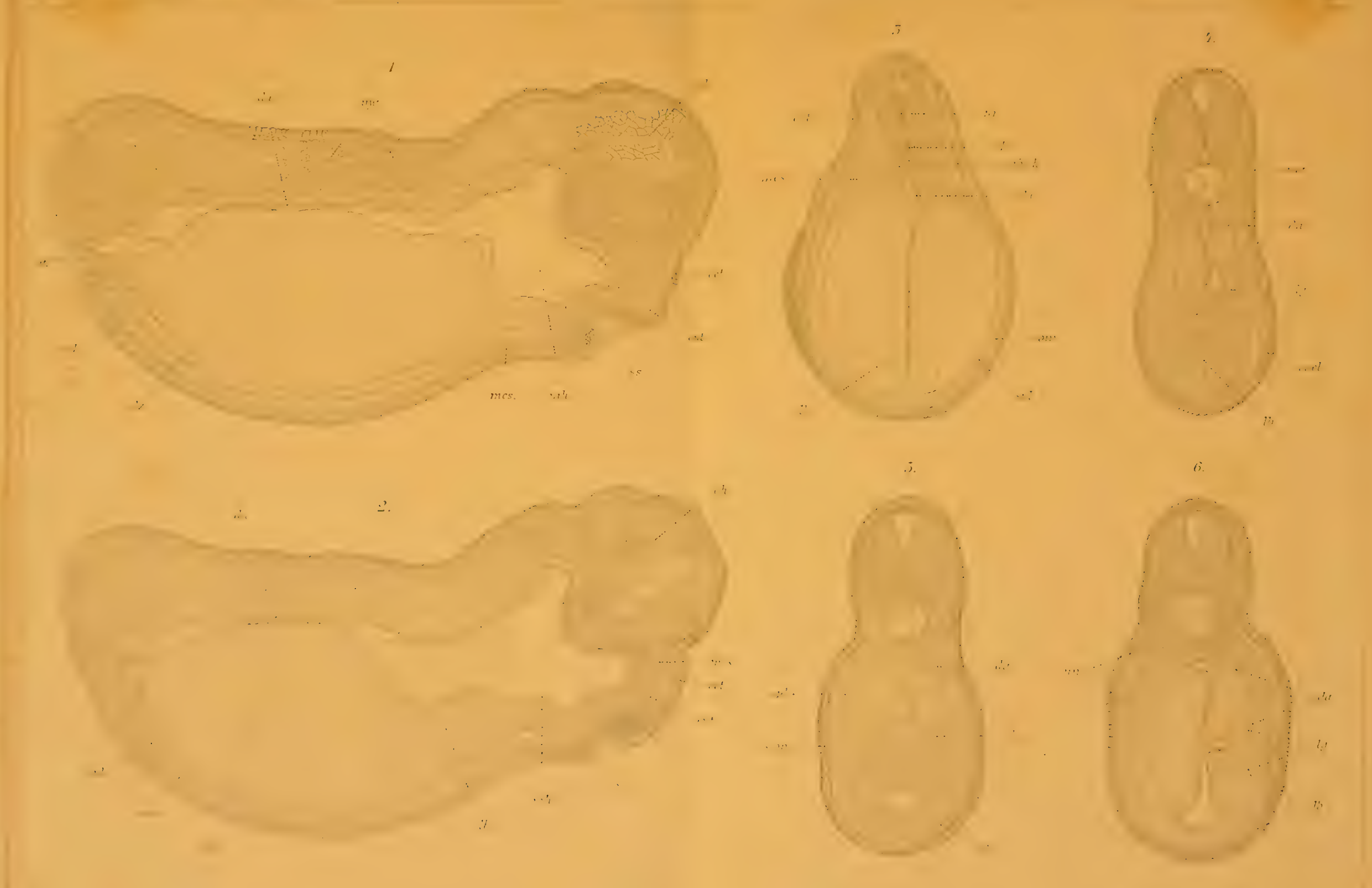


2.



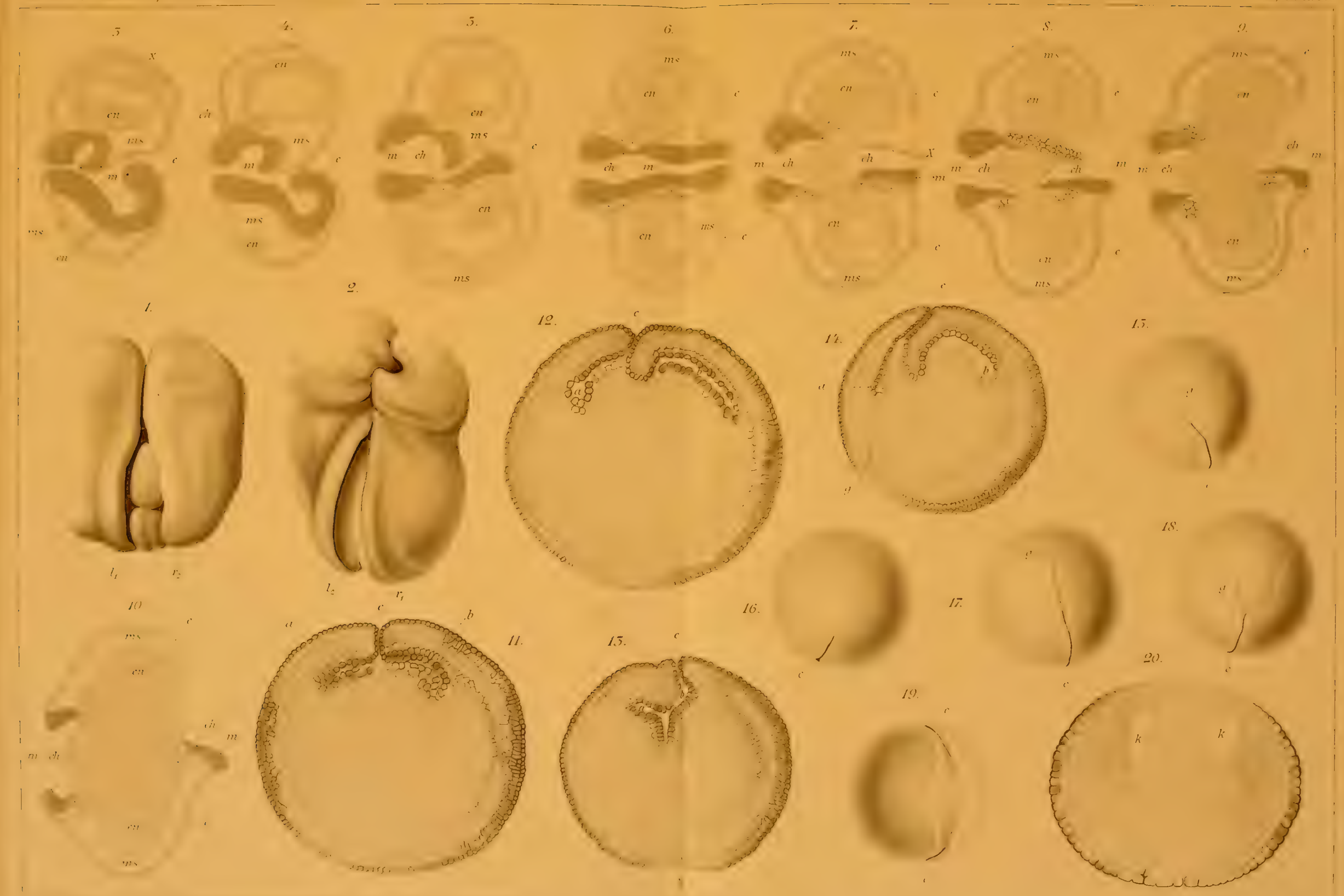
5.



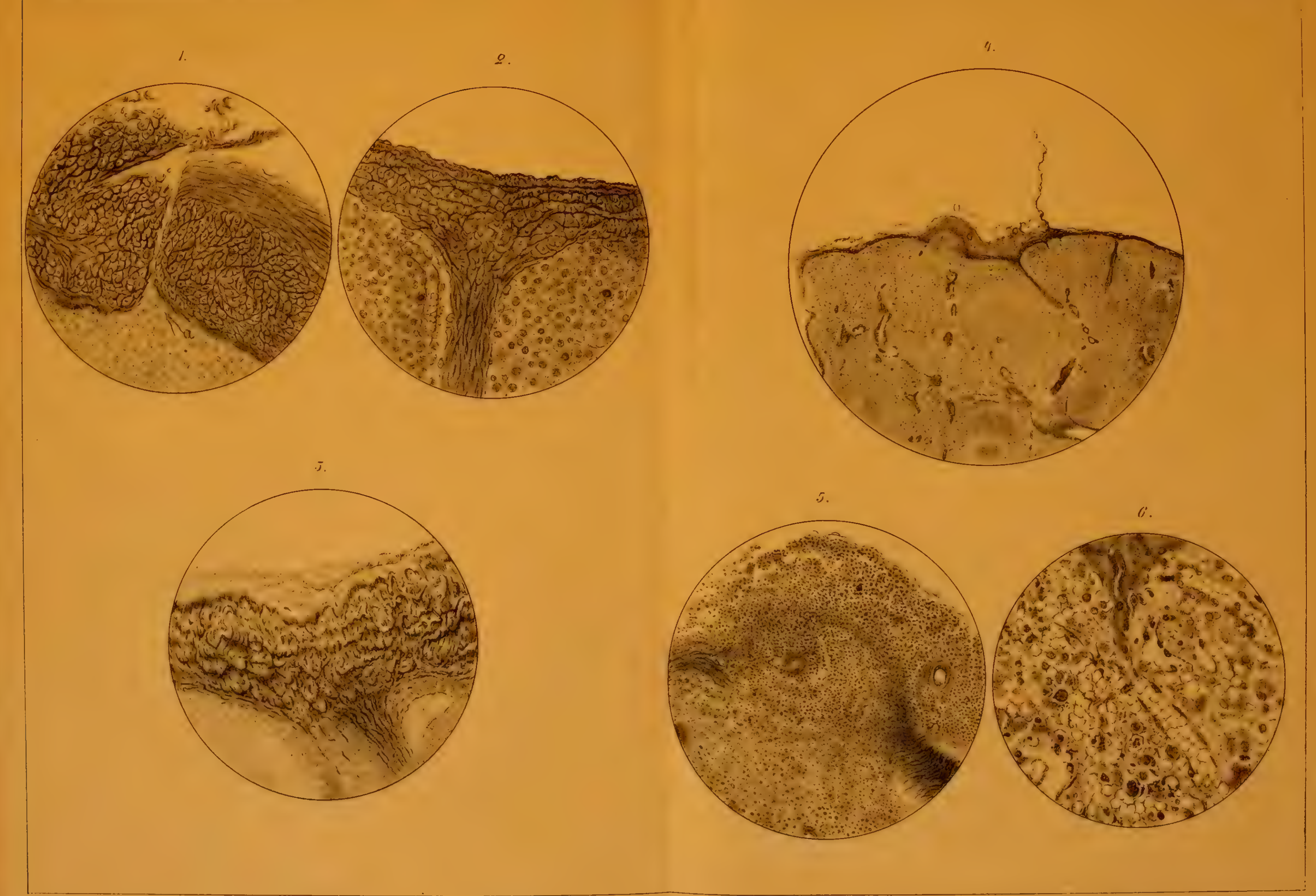

1.
2.
3.
4.
5.
6.

7. 8. 9. 10. 11. 12. 13.

da da uw da gh. mh ae lb dz ae blg ut la K coel lb da gh pa pe. dz da ch uw gh mh lb ha



gez. v. G. Wetzel. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

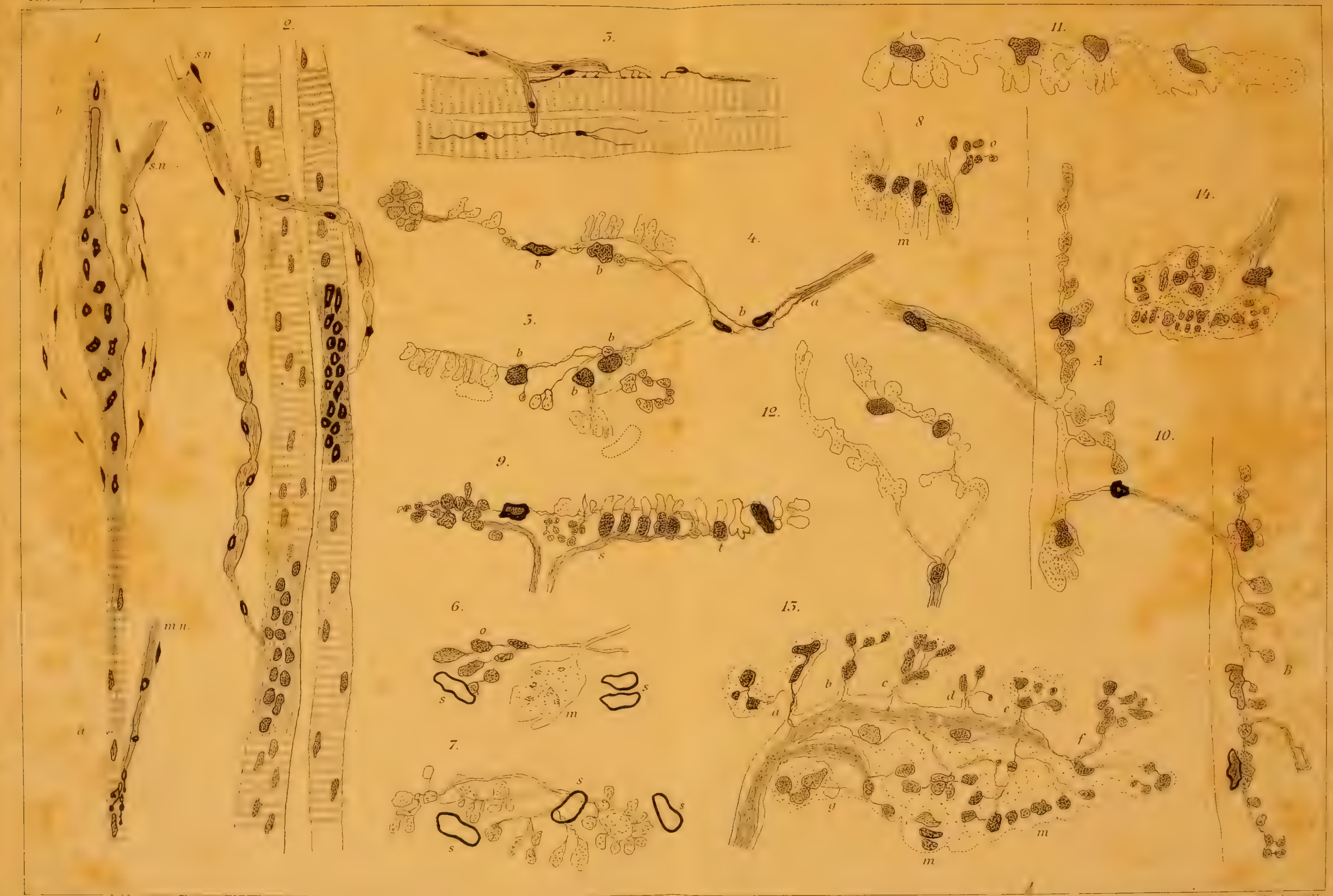


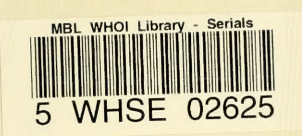
Meisenbach Riffarth & Co. München



Meisenbach, Riffarth & Co. München.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
s.n
m.n.
A
B


MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02625